Revue suisse Zool.	Tome 85	Fasc. 3	p. 565-595	Genève, septembre 1978

Morphologie externe comparée et systématique des Vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae)

par

H. SAINT GIRONS

Avec 3 figures et 2 planches

Abstract

External comparative morphology and taxonomy of the Vipers of Europe. — A study of the external morphology of 939 specimens belonging to different taxa of the group of the "small" Vipers of the cold and temperate areas of Eurasia, gave the following results:

1) Conform to the classical scheme in the Viperidae, according to the shape of the body and the head, as well as the segmentation of the shields and scales of the head, it is possible to classify the different species in a concordant evolutive series. The number of apical scales, related to the shape of the snout and to the progressive development of a nasal protuberance, confirms this classification, although it may relate to a tendancy particular to the group of species studied.

2) The increase of the number of ventral shields is correlated to the increase in size and in general evolves from "primitive" species to "more modern" ones. In certain cases, however, this tendency may change to the contrary under heavy selection pressure. This secondary decrease in size involves a decrease in the number of dorsal scale rows but not in the number of ventral shields.

3) The tendency of increase in size and increase in the number of ventral shileds can be found within a single species as well as in different species. In this relation the latter show therefore more or less parallel lines of evolution, which cannot be said for the segmentation of the head shields or for the development of the nasal protuberance.

4) On the whole, the northern subspecies are larger and have a higher number of ventral shields but there is no gradual clinal variation in these characters.

5) The analysis of the coloration and especially of the pattern of the dorsal and lateral markings do not reveal clear evolutive tendencies; to the contrary, they show some examples of convergent evolution.

Making allowances for the mentioned morphological data, a classification is proposed, which divides the "small" Vipers of the cold and temperate areas of Eurasia into 7 species and 20 subspecies. Under the name *Vipera ursinii ebneri* Knoepffler & Sochurek, 1955, we provisionally bring together the complex of southern populations occuring from Caucasus to Pamir, which formerly were attached to *Vipera ursinii renardi*. *Vipera aspis aspis* from southern Switzerland and Italy is not treated in this paper in relation to a revision (in preparation) by E. Kramer.

INTRODUCTION

Le genre *Vipera* comprend trois groupes d'espèces bien différenciés. Le premier est représenté par *V. russelli*, d'Asie du sud-est. Le second correspond à l'ensemble des Lébétines des régions méditerranéennes plus ou moins arides d'Afrique septentrionale et d'Asie occidentale. Le troisième enfin, qui fait l'objet de cette étude, rassemble les « petites » Vipères d'Eurasie tempérée et froide. Toutes les espèces de ce dernier groupe sont représentées en Europe et c'est là que la plupart d'entre elles se sont différenciées depuis le Pliocène. Les fortes oscillations climatiques du Quaternaire ont, à plusieurs reprises, fragmenté les aires de répartition, favorisant ainsi les phénomènes de spéciation. Si bien qu'on se trouve actuellement en présence d'une situation assez complexe, mais d'autant plus intéressante.

Des recherches sur la systématique et l'évolution d'un taxon animal doivent évidemment inclure de nombreux aspects de la biologie des différentes espèces et la morphologie externe n'est que l'un d'eux. Mais ce critère, indispensable et d'ailleurs seul utilisable lors du débroussaillage initial, est susceptible de rendre encore de grands services par la suite et constitue en tout cas un cadre de référence commode. Le revêtement épidermique des Reptiles, relativement stable et facile à quantifier, représente, au même titre que les plumes des Oiseaux, un critère précieux à un niveau infra-générique. Les organes internes et le squelette, fort utiles dans d'autres cas, présentent au contraire une assez grande uniformité dans le groupe d'espèces qui nous intéresse et ne sont guère utilisables. En outre, les fossiles de Serpents sont très rares dans les dépôts Tertiaire et Quaternaire européens, si bien que toute reconstitution phylogénique doit être faite à partir des formes actuelles.

Dans ce travail, nous avons cherché à obtenir une vue d'ensemble des différentes tendances évolutives qui se manifestent dans la morphologie externe des Vipères d'Europe. Le plus souvent, le matériel disponible ne permet pas de descendre au niveau des populations et d'ailleurs tel n'était pas notre but. Des études régionales, plus fines et détaillées, restent à faire. Pour certains taxons, le matériel existe, ou peut être rassemblé. Pour d'autres, en voie de raréfaction sinon de disparition, de nouveaux prélèvements seraient inopportuns et les zoologistes doivent au contraire donner l'exemple d'une politique de conservation.

Ce travail a été fait grâce à des crédits d'aide individuelle du C.N.R.S. Nous remercions vivement les Directeurs, Conservateurs et Assistants des différents Musées dont nous avons pu étudier les collections. Nous tenons également à exprimer notre reconnaissance au Dr. P. J. H. van Bree qui a bien voulu relire et critiquer le manuscrit et, en outre, s'est chargé de la traduction anglaise du résumé.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Cette étude est basée sur l'examen de la morphologie externe de 939 spécimens, provenant essentiellement des collections des Musées de Genève (MG) et de La Rochelle (MR). Toutefois, pour les nombreux taxons mal représentés dans les collections, nous avons également examiné les exemplaires des Musées d'Amsterdam (ZMA), Barcelone (MB), Francfort (SMF), Leiden (RMNH), Londres (BMNH), Paris (MNHN), Rabat (ISC) et Vienne (NMW). Certains caractères, notamment le nombre des écailles intercanthales et intersusoculaires qui ne peut souvent être compté que sur des dessins à la chambre claire, n'ont été relevés que sur une fraction des grands échantillons. En revanche, nous nous sommes servis pour d'autres caractères des données numériques fournies par Kramer (1961) pour *Vipera ursinii ursinii* et *V. u. rakosiensis* et par Bruno (1970 et 1975) pour *V. aspis montecristi* et *V. a. hugyi*, ainsi que des données provenant d'un travail antérieur sur *V. a. aspis* et *V. a. zinnikeri* (Duguy & Saint Girons 1969), ce qui porte à 2 458 le total des individus utilisés. Pour chaque taxon et pour chaque caractère, l'importance de l'échantillon est donnée sur les tableaux ou les figures correspondants.

Dans la mesure du possible, nous nous sommes efforcés d'avoir un échantillon du taxon considéré, non d'une région ou, *a fortiori*, d'une population. Dans les rares cas où le matériel était surabondant, les spécimens étudiés ont été choisis dans des localités variées. Les Vipères provenant de zones de contact entre deux sous-espèces ne figurent pas sur les tableaux et, s'il y a lieu, leurs particularités sont évoquées dans l'étude systématique. Enfin, nous n'avons jamais utilisé de jeunes de moins de 18 mois, la proportion d'individus aberrants et destinés à être rapidement éliminés étant forte chez les nouveau-nés. Il convient néanmoins d'insister sur le fait que l'unité génétique étant représentée par la population, à laquelle un taxon ne correspond qu'exceptionnellement, nos données numériques restent indicatives et doivent être interprétées avec prudence. Même lorsqu'ils sont grands, nos échantillons ne sont pas vraiment représentatifs et ils ne peuvent pas l'être.

La nomenclature des écailles utilisée ici est classique et leur décompte a été fait selon les méthodes habituelles. Précisons toutefois que le nombre des plaques ventrales est donné à partir de la première écaille plus large que haute, ce qui permet la comparaison avec la plupart des travaux relatifs aux Vipères. La plaque anale n'est pas comptée, non plus que l'écaille terminale de la queue. En ce qui concerne les écailles du dessus de la tête, afin d'avoir un critère numérique objectif de leur segmentation, nous avons utilisé le décompte des intercanthales + intersusoculaires, c'est-à-dire des écailles situées entre la ou les apicales, les canthales, les susoculaires et une ligne joignant le bord postérieur de ces dernières. La forme du corps et de la tête a été appréciée non sur des exemplaires de collection, souvent déformés, mais d'après l'observation quotidienne des nombreux individus vivants qui séjournent dans nos enclos depuis 1970. Il s'agit donc d'un critère purement comparatif et non numérique.

Pour chaque caractère, les comparaisons ont été faites à l'aide du test t de Student pour la plupart des données numériques, du χ^2 pour les caractères qualitatifs ou lorsque les données numériques se répartissaient en un petit nombre de classes. Le coefficient de variation, le coefficient de divergence (Klauber 1943) et la variance ont également été calculés. Dans les tableaux et dans le texte de la première partie, nous donnons après la moyenne l'erreur standard. Dans l'étude systématique, c'est au contraire l'écart type qui figure après la moyenne, en même temps le plus souvent que le maximum et le

minimum. Rappelons de nouveau qu'une différence dite statistiquement significative ($p < 0,05$) ou très significative ($p < 0,01$), s'applique à la comparaison de deux populations, ou des deux sexes d'une même population, mais ne représente nullement un critère taxonomique. De ce point de vue, le coefficient de différence de Mayr *et al.* donne des indications plus sûres, bien qu'il ne tienne pas compte de l'importance de l'échantillon et n'ait donc de signification statistique précise que lorsque ce dernier est grand.

MORPHOLOGIE EXTERNE COMPARÉE

Résultats

Dimensions

La croissance des Serpents se poursuit longtemps après la maturité sexuelle; en outre, son taux varie d'un individu à l'autre, en partie sans doute pour des raisons génétiques, mais certainement aussi en fonction de l'alimentation. En fin de compte, dans une même région et pour une même espèce, la taille moyenne des adultes peut différer beaucoup d'une population à l'autre (voir par exemple Duguy & Saint Girons 1969, à propos de *Vipera aspis*). Quant aux dimensions maximales, elles n'ont de sens que sur de très vastes séries de provenance variées. Compte tenu de l'ensemble des données disponibles, il est cependant possible de classer les Vipères européennes par rang de taille croissante. Au titre de point de repère, nous donnerons entre parenthèse la longueur maximale connue, lorsqu'elle nous semble significative, étant bien entendu qu'elle dépasse d'un tiers environ les dimensions habituelles des adultes: *V. latastei monticola* (40 cm) — *V. ursinii ursinii* (48 cm) — *V. u. rakosiensis* (55 cm) — *V. u. ebneri* — *V. u. renardi* (62 cm), *V. kaznakovi* (62 cm), *V. seoanei*, *V. berus bosniensis*. *V. latastei gaditana* — *V. berus berus* (70 cm), *V. aspis zinnikeri* (70 cm), *V. a. montecristi*, *V. latastei latastei* (72 cm) — *V. berus sachalinensis* (78 cm), *V. aspis hugyi*, *V. a. aspis* (82 cm), *V. ammodytes meridionalis* — *V. a. montandoni* (90 cm), *V. a. transcaucasiana* — *V. a. ammodytes* (110 cm).

Les femelles atteignent généralement une longueur supérieure à celle des mâles chez *V. ursinii*, *V. seoanei* et *V. berus*. Les deux sexes sont de taille sensiblement égale chez *V. aspis* et probablement aussi chez *V. kaznakovi* et *V. latastei*, tandis que les mâles sont sensiblement plus grands que les femelles chez *V. ammodytes*.

Formes du corps et de la tête

La forme du corps varie progressivement de *V. ursinii*, Vipère relativement mince, à *V. ammodytes*, espèce plus lourde et massive. Il existe, certes, des différences individuelles, dues à l'état d'engraissement, au sexe et à l'âge mais, de ce point de vue, les espèces sont beaucoup plus homogènes qu'en ce qui concerne la taille et elles peuvent être rangées dans l'ordre suivant: *V. ursinii* — *V. kaznakovi*, *V. seoanei*, *V. berus* — *V. aspis* — *V. latastei* — *V. ammodytes*.

La forme de la tête, assez régulièrement ovale et peu détachée de cou chez *V. ursinii*, varie progressivement par élargissement de sa partie postérieure, jusqu'à prendre l'allure « triangulaire » caractéristique. Toutefois, les variations de la forme de la tête ne sont pas rigoureusement parallèles à celles de la forme du corps et l'on peut établir la progression suivante: *V. ursinii* — *V. berus* — *V. seaonei*, *V. aspis zinnikeri*, *V. a. montecristi* — *V. a. aspis* — *V. a. hugyi* — *V. latastei*, *V. ammodytes*. *V. kaznakovi* occupe une place un peu à part; l'élargissement de la partie postérieure de la tête situerait cette

espèce à peu près au même niveau que *V. aspis aspis*, mais le museau est proportionnellement plus large et donne ainsi à la tête un aspect particulier.

Vue de profil, l'extrémité du museau est plate chez *V. ursinii*, *V. kaznakovi* et *V. berus*, très légèrement saillante chez *V. seoanei* et nettement saillante chez *V. aspis*. Cette saillie s'accentue beaucoup chez *V. latastei* et, chez *V. ammodytes*, elle forme une véritable proéminence charnue.

Coloration

Les teintes du tégument des Vipères et l'aspect des marques sombres qui le parsèment ont fait couler beaucoup d'encre. En considérant essentiellement ces critères, Reuss a pu décrire 18 taxons de rang spécifique ou sub-spécifique pour *V. berus berus* dans la seule Europe centrale. En réalité, certaines espèces ou sous-espèces sont très polymorphes de ce point de vue, telle ou telle « phase » pouvant cependant être plus abondante dans une région que dans une autre. Il ne peut être question ici d'entrer dans le détail, mais d'essayer de reconnaître des tendances caractéristiques.

La teinte de fond des téguments est assez stable chez *V. ursinii* (beige ou marron clair) et *V. latastei* (gris); elle ne varie que dans de faibles proportions chez *V. seoanei* (beige ou marron clair) et *V. berus* (femelles marron plus ou moins clair et mâles gris), davantage chez la majorité des autres Vipères, surtout *V. berus bosniensis*. Enfin, chez *V. aspis aspis*, toutes les teintes peuvent être représentées dans la même population, du gris au brun et du jaune au rouge.

L'aspect des taches sombres qui marquent les faces dorsales et latérales, du museau à l'extrémité de la queue, est également assez variable. Phisalix (1968) pour les Vipères de France et Bruno (1976) pour *V. aspis* en Italie, en ont donné d'excellentes descriptions. Sur le dessus de la tête, on trouve en général une barre transversale intercanthale, une marque fronto-pariétale médiane et deux barres occipitales divergentes entre lesquelles commencent les marques dorsales. Celles-ci sont fondamentalement constituées par un axe vertébral, encadré par une série de taches paravertébrales généralement plus sombres qui tantôt s'opposent, tantôt alternent. Finalement, le « pattern » dorsal dépend de la largeur de l'axe vertébral et de la forme des taches qui s'y accolent: barres transversales, triangles, demi-cercles ou simples arcs de cercles. En outre, lorsque l'axe vertébral devient très large, les marques paravertébrales ont tendance à former de part et d'autre une simple ligne continue et à peine sinueuse. En règle générale, le zig-zag dorsal est étroit et à bords en arcs de cercles chez *V. ursinii*, un peu plus large, à denticulations aiguës et rapprochées chez *V. berus berus*, nettement plus large et à bords plus arrondis chez *V. aspis zinnikeri*, *V. seoanei* et *V. kaznakovi*. Chez *V. aspis montecristi*, *V. a. hugyi*, *V. latastei* et la majorité des sous-espèces de *V. ammodytes*, de grandes taches hémisphériques accolées à un axe vertébral très mince donnent l'aspect rhomboidal si fréquent parmi les Viperidae. Enfin, chez *V. aspis aspis*, *V. berus bosniensis*, *V. b. sachalinensis* et *V. ammodytes transcaucasiana*, le motif dominant est constitué par des barres transversales étroites accolées à un axe vertébral mince et souvent peu net.

Latéralement, une bande post-oculaire en général bien marquée se continue sur les flancs par une à trois séries de taches sombres qui alternent avec les marques paravertébrales. Il n'est pas rare que la teinte de fond des téguments soit un peu plus sombre sur les flancs, notamment chez *V. ursinii*. Lorsque ce phénomène s'accentue, par assombrissement de la teinte de fond et/ou élargissement des marques latérales, il va généralement de pair avec un élargissement de l'axe vertébral et l'on aboutit au type de coloration dit « *bilineata* », où deux étroites bandes longitudinales claires tranchent sur un dos uniformément sombre. Cette tendance est particulièrement forte chez *V. seoanei*, *V. kaznakovi* et, bien qu'à un moindre degré, *V. aspis zinnikeri*. Enfin, des teintes

presque uniformes ne sont pas exceptionnelles, soit par effacement des taches sombres, soit par un assombrissement général du fond qui peut aller jusqu'au mélanisme. Ce dernier est particulièrement fréquent chez *V. berus* où il affecte des populations entières. Cependant, le mélanisme peut être dû également à l'expansion poussée jusqu'à la confluence des marques sombres dorsales et latérales; c'est le cas dans certaines populations de *V. aspis* (Naulleau 1973).

Habituellement le menton et la gorge sont clairs, comme les labiales. La teinte générale s'assombrit progressivement sur la poitrine, par multiplication ou élargissement de petites taches sombres, souvent noires, parfois brunes ou rougeâtres. Chez bon nombre d'individus, le ventre et la partie antérieure du dessous de la queue sont presque uniformément noir, ou gris très foncé; chez d'autres, l'assombrissement de ces régions est beaucoup moins accentué, ces différences n'ayant une valeur systématique qu'entre *V. ursinii ursinii* et *V. u. rakosiensis*. En général le dessous de la queue est plus clair, jaunâtre ou rougeâtre, dans son tiers ou son quart postérieur. Ces teintes, jaune verdâtre clair chez l'une, rougeâtre chez l'autre, représentent le meilleur critère de différenciation entre *V. ammodytes montandoni* et *V. a. ammodytes*. Enfin, la queue peut être entièrement noire chez certains mâles de *V. latastei latastei*. L'iris, normalement jaune doré dans sa partie supérieure, plus sombre dans sa partie inférieure, est de teinte uniformément cuivrée chez *V. berus*.

Le dichromatisme sexuel se manifeste avec une intensité variable qui est un caractère spécifique. Les marques sombres céphaliques, dorsales et latérales, sont fréquemment noires chez les mâles, brun foncé chez les femelles, tandis que la teinte de fond des téguments tend à être plutôt grise chez les mâles, beige, marron ou rougeâtre chez les femelles. Ce dichromatisme sexuel, à peu près nul chez *V. ursinii*, est très faible chez *V. seoanei*, moyen dans la plupart des cas, un peu plus important chez *V. ammodytes*, particulièrement net et constant chez *V. berus berus*. Chez *V. aspis*, le dichromatisme sexuel n'intéresse guère que les marques sombres et non, ou peu, la teinte de fond des téguments.

Rangées d'écailles dorsales

Le nombre des rangées d'écailles dorsales au milieu du corps est un caractère spécifique assez constant. Parmi les Vipères d'Europe (tab. II), certaines espèces ont régulièrement 19 ou 21 rangées d'écailles dorsales, tandis que d'autres se partagent entre deux classes selon une proportion significative. Seules *V. ursinii ursinii* et *V. latastei monticola* ont constamment 19 rangées d'écailles dorsales. Déjà, chez *V. ursinii rakosiensis*, 15% des individus ont 21 rangées. Ce dernier chiffre est la règle — à de rares exceptions individuelles près — chez *V. ursinii ebneri*, *V. u. renardi*, *V. seoanei*, *V. berus*, *V. aspis zinnikeri*, *V. latastei* et la plupart des sous-espèces de *V. ammodytes*. Parmi les autres Vipères, la proportion d'individus pourvus de 23 rangées d'écailles dorsales n'est pas négligeable: 8% chez *V. kaznakovi* et *V. aspis hugyi*, 11% chez *V. aspis aspis*, 19% chez *V. latastei gaditana* (en moyenne, dans notre échantillon, mais en réalité de 0 à 60% selon les populations), 29% chez *V. ammodytes ammodytes* et 37% chez *V. aspis montecristi*. Dans l'ensemble, il existe une corrélation positive assez nette entre le nombre de rangées d'écailles dorsales et la taille, *V. aspis montecristi* et *V. latastei gaditana* constituant, de ce point de vue, les seules exceptions notables.

Plaques ventrales

Le nombre des plaques ventrales — qui correspond à peu de chose près à celui des vertèbres du tronc et à celui des côtes — joue à juste titre un rôle important dans la

systématique des Serpents (voir notamment KLAUBER 1941). Comme on peut s'en rendre compte sur la figure 1 et le tableau I, le nombre des plaques ventrales des Vipères européennes:

1) Croît, dans l'ensemble, de *V. ursinii* à *V. ammodytes transcaucasiana.*
2) Différencie nettement *V. kaznakovi* et *V. seoanei* de *V. berus.*
3) Différencie nettement entre elles toutes les sous-espèces de *V. ursinii* et, au sein de l'espèce, *V. latastei latastei* et *V. ammodytes meridionalis.*
4) Varie assez peu chez *V. berus* (à l'exception probable de *V. b. sachalinensis*, mais la petite taille de l'échantillon ne permet pas d'apprécier exactement la différence), chez *V. aspis* et parmi trois des quatre sous-espèces de *V. ammodytes.*

TABLEAU I

Nombre moyen des plaques ventrales.

	Mâles		Femelles		mg
	n	m $\sigma / \sqrt{n}$	n	m $\sigma / \sqrt{n}$	
V. u. ursinii	65	126,29 ± 0,41	130	128,38 ± 0,27	127,34
V. u. rakosiensis	243	131,36 ± 0,16	288	134,03 ± 0,14	132,70
V. u. ebneri	17	135,24 ± 0,93	10	137,10 ± 1,21	136,17
V. u. renardi	20	143,80 ± 0,64	15	145,53 ± 0,97	144,67
V. kaznakovi	13	132,64 ± 0,71	14	134,00 ± 0,94	133,32
V. seoanei	38	135,84 ± 0,59	40	138,50 ± 0,60	137,17
V. b. berus	159	144,18 ± 0,23	151	147,24 ± 0,27	145,71
V. b. bosniensis	28	141,75 ± 0,60	21	144,90 ± 0,61	143,33
V. b. sachalinen.	6	148,17 ± 0,80	6	153,50 ± 0,89	150,84
V. a. zinnikeri	78	145,94 ± 0,39	74	148,25 ± 0,50	147,10
V. a. aspis	256	146,63 ± 0,21	240	147,58 ± 0,22	147,11
V. a. montecristi	33	145,21 ± 0,58	27	146,63 ± 0,64	145,92
V. a. hugyi	39	143,46 ± 0,50	29	144,48 ± 0,52	143,97
V. l. gaditana	11	130,64 ± 1,34	15	131,07 ± 1,13	130,86
V. l. monticola	12	133,00 ± 0,76	9	133,67 ± 1,14	133,34
V. l. latastei	13	140,62 ± 0,89	18	141,56 ± 0,84	141,09
V. a. meridionalis	21	141,43 ± 0,95	18	138,22 ± 0,74	139,83
V. a. ammodytes	95	153,97 ± 0,37	115	152,99 ± 0,35	153,48
V. a. montandoni	16	154,50 ± 0,50	21	154,57 ± 0,76	154,54
V. a. transcaucas.	5	154,60 ± 1,64	4	158,25 ± 2,18	156,43

n = nombre d'individus. m = moyenne. $\sigma / \sqrt{n}$ = erreur standard. mg = moyenne des moyennes mâles + femelles. Les maxima et minima absolus sont donnés dans l'étude par espèce.

Le nombre des plaques ventrales des Serpents est généralement un peu plus élevé chez les femelles que chez les mâles. Parmi les Vipères européennes, cette différence est faible et surtout très inférieure à la marge de variation du nombre des plaques ventrales à l'intérieur de chaque sexe. De ce fait, les résultats présentés dans le tableau I doivent être interprétés avec prudence, car des différences moyennes entre les sexes de deux ventrales ou plus ne deviennent statistiquement significatives que lorsque les échantillons dépassent une quarantaine d'individus. Toutefois, en tenant compte principalement des échantillons importants, on peut admettre que le dimorphisme sexuel du nombre des

ventrales est de l'ordre de 3 plaques en moyenne chez *V. berus*, 2 à 2,5 chez *V. ursinii*, *V. seoanei* et *V. aspis zinnikeri*, 1 chez les autres sous-espèces de *V. aspis* et probablement aussi chez *V. kaznakovi*, 0,5 à 1 chez *V. latastei*. Chez *V. ammodytes*, ce sont au contraire les mâles (nettement plus grands que les femelles, rappelons-le) qui ont tendance à avoir le plus grand nombre de plaques ventrales, tout au moins chez *V. a. ammodytes* et

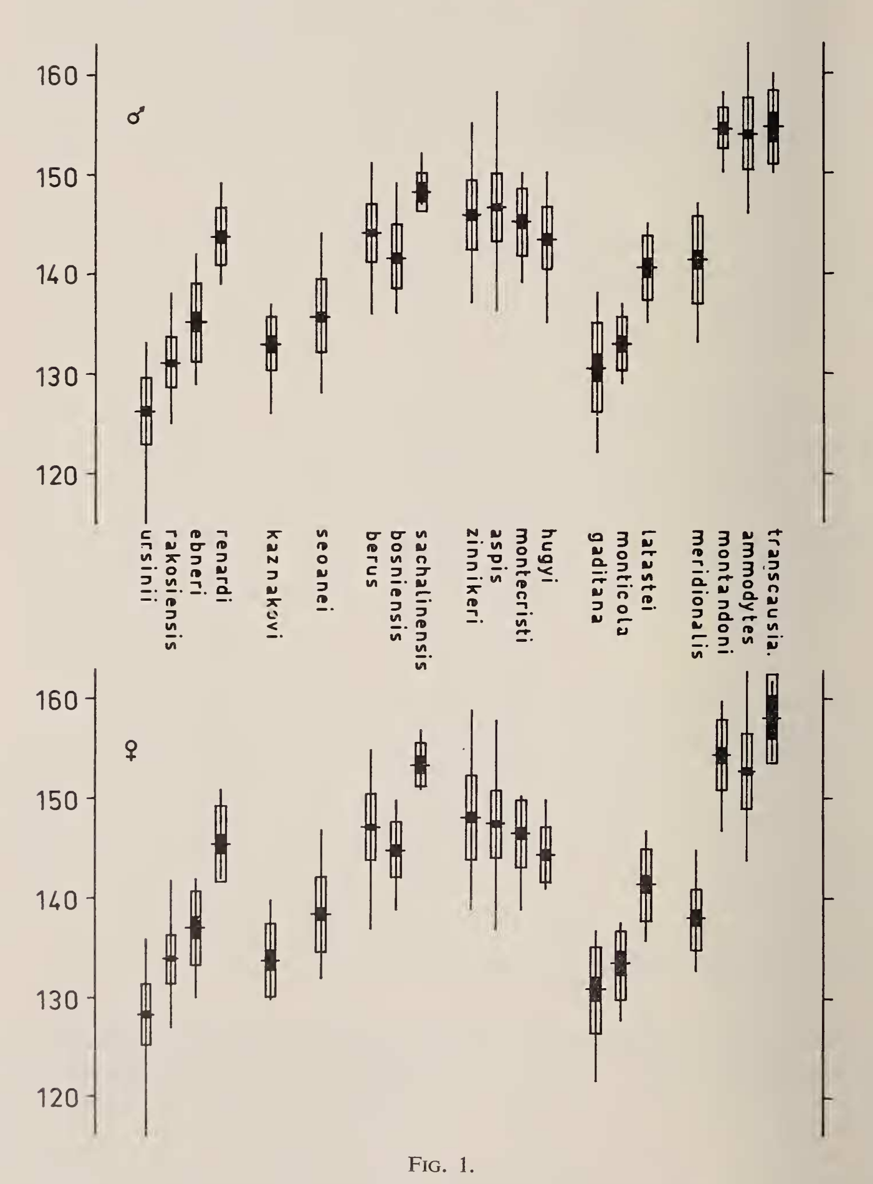


Fig. 1.

Variation du nombre des plaques ventrales chez les Vipères européennes, par sexe. Moyenne, erreur standard, écart type et dispersion totale observée. L'importance de l'échantillon, pour chaque taxon, est donné dans le tableau I.

V. a. meridionalis, la différence en leur faveur étant d'ailleurs faible et vraisemblablement de l'ordre de 1. Le coefficient de variation du nombre des plaques ventrales est peu élevé: 2,27 ± 0,11 chez les mâles, 2,42 ± 0,10 chez les femelles, la différence entre les deux n'étant évidemment pas significative.

Plaques souscaudales

Le nombre de paires de plaques souscaudales, voisin de celui des vertèbres caudales, est toujours nettement plus grand chez les mâles. La différence entre les sexes est de l'ordre de 5,5 à 6 paires de plaques chez *V. ammodytes* et *V. kaznakovi*, 6,5 à 7 chez *V. latastei* et *V. seoanei*, 7,5 à 8 chez les autres espèces.

Dans les deux sexes, le nombre absolu des plaques souscaudales est minimal chez *V. ursinii ursinii* et croît progressivement pour atteindre un maximum chez *V. aspis* et *V. latastei* (fig. 2A). Assez curieusement, *V. ammodytes*, l'espèce la plus grande, n'a pas plus de plaques souscaudales que *V. kaznakovi* ou *V. seoanei*. Le coefficient de variation du nombre des plaques souscaudales est beaucoup plus élevé que celui des ventrales: 5,91 ± 0,35 chez les mâles, 6,82 ± 0,50 chez les femelles, la différence entre les deux sexes étant notable mais non significative ($p = 0,15$).

La proportion du nombre de plaques souscaudales par rapport à celui des plaques ventrales ($SC \times 100/V$) donne une idée assez précise de la longueur relative de la queue. Cette proportion varie évidemment selon le sexe. Parmi les mâles, elle est minimale chez *V. ammodytes* (en moyenne 23,4 à 24,1% selon les sous-espèces) et *V. ursinii* (24,3 à 24,8), un peu plus élevée chez *V. kaznakovi* (25,5), *V. seoanei* (26,5), *V. berus* (26 à 26,9) et *V. aspis zinnikeri* (26,7), davantage encore chez les autres sous-espèces de *V. aspis* (28,4 à 28,9) et elle atteint un maximum chez *V. latastei* (29,3 à 31,3). La proportion des souscaudales par rapport aux ventrales est plus faible chez les femelles, dont la queue est plus courte, mais les différences entre les espèces vont dans le même sens. C'est toutefois *V. ursinii* qui a la proportion la plus faible (18,3 à 19%), suivie par *V. ammodytes* (19,4 à 20,3), *V. berus* (19,7 à 21), *V. kaznakovi* et *V. seoanei* (21), *V. aspis zinnikeri* (21,4), les autres sous-espèces de *V. aspis* (22,3 à 23,1) et enfin *V. latastei* (24,4 à 25,8). Dans les deux cas, on constate que *V. ammodytes* n'occupe pas sa place habituelle et que *V. aspis zinnikeri* diffère nettement des autres sous-espèces.

Plaques et écailles du dessus de la tête

Les grandes plaques qui recouvrent la tête de la plupart des Colubridae et Elapidae sont toujours plus ou moins divisées chez les Vipères européennes, seules les susoculaires étant constamment présentes. Toutefois, cette tendance à la segmentation varie d'intensité selon les espèces et c'est d'après ce critère qu'avait été défini l'ancien genre *Pelias*, caractérisé par la persistance d'une frontale pentagonale et de deux pariétales. En réalité, le problème est beaucoup moins simple.

Le tableau II montre, pour chaque taxon, le pourcentage d'individus pourvus de frontale et de pariétales entières, segmentées en deux ou trois mais encore reconnaissables (ou aussi, pour la frontale, réduite à un écusson central bien visible), ou enfin complètement divisées. Le nombre des intercanthales + intersusoculaires (fig. 2B) fournit un critère numérique plus objectif. Dans tous les cas, on distingue assez nettement trois groupes parmi les Vipères européennes. Le premier est constitué par des formes pourvues d'un nombre d'écailles intercanthales + intersusoculaires assez faible (de 10,3 à 13,7 en moyenne), les frontale et pariétales étant le plus souvent entières. C'est le cas de *V. ursinii*, *V. berus berus* et *V. b. sachalinensis*. Au contraire, dans un deuxième groupe rassemblant *V. aspis aspis*, *V. a. montecristi*, *V. latastei* et *V. ammodytes*, la tête est habituellement

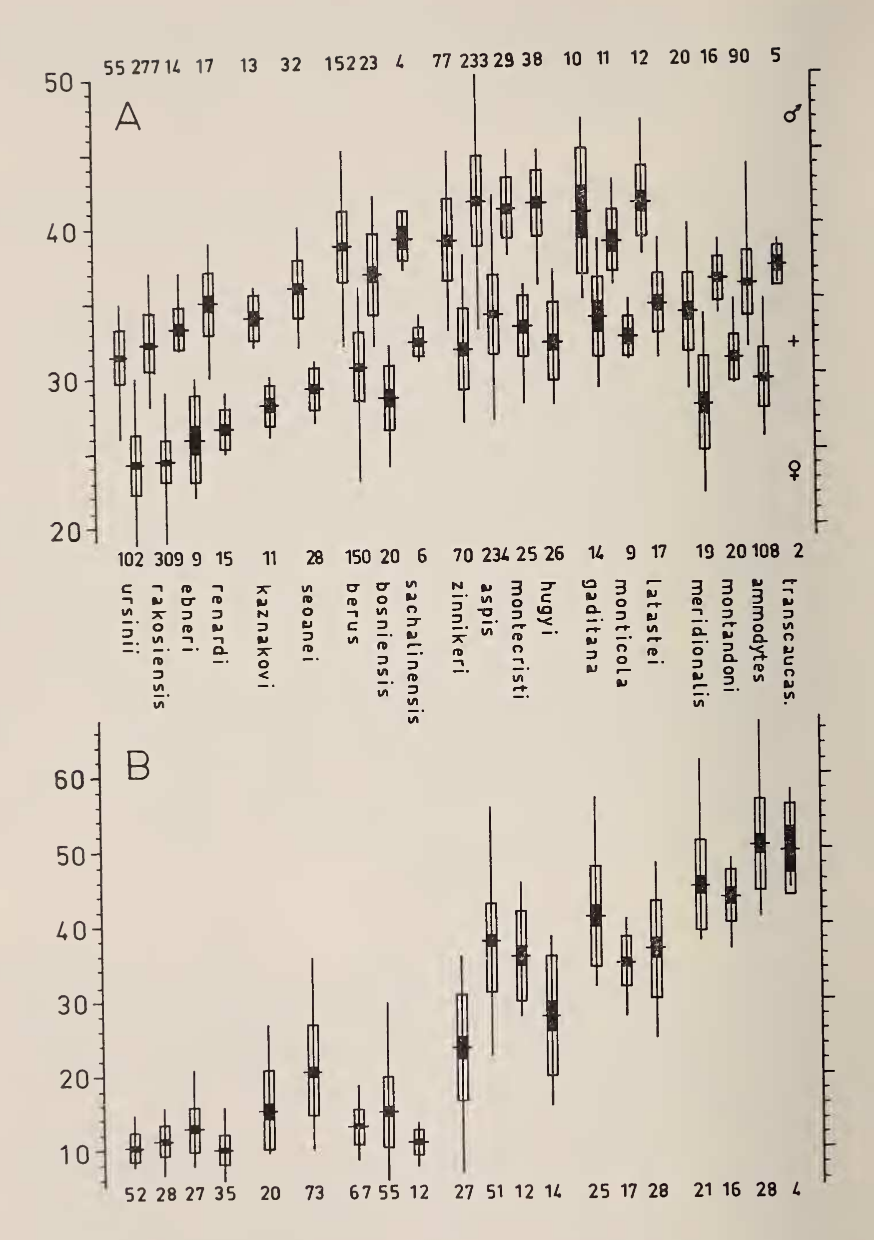


Fig. 2.

Variation du nombre des paires de plaques souscaudales
et du nombre des écailles intercanthales + intersusoculaires chez les Vipères européennes.
Moyenne, erreur standard, écart type et dispersion totale observée.
Pour chaque taxon, les chiffres indiquent l'importance de l'échantillon.

TABLEAU II

Nombre d'écailles dorsales et segmentation des plaques frontale et pariétales.

	Dorsales			Frontale			Pariétales		
	19	21	23	E	é-S	D	E	S	D
V. u. ursinii	100	0	0	98	2	0	82	18	0
V. u. rakosiensis	85	15	0	100	0	0	97	3	0
V. u. ebneri	0	100	0	88	12	0	64	32	4
V. u. renardi	0	100	0	88	12	0	77	23	0
V. kaznakovi	0	92	8	75	26	0	74	26	0
V. seoanei	2	93	5	34	42	24	28	30	42
V. b. berus	1	96	3	95	5	0	91	9	0
V. b. bosniensis	0	98	2	81	19	0	84	16	0
V. b. sachalinen.	0	100	0	100	0	0	58	42	0
V. a. zinnikeri	4	96	0	21	50	29	18	36	46
V. a. aspis	1	88	11	8	33	59	0	20	80
V. a. montecristi	0	62	37	0	31	69	0	16	84
V. a. hugyi	0	92	8	0	43	57	7	29	64
V. l. gaditana	0	81	19	0	0	100	0	0	100
V. l. monticola	100	0	0	0	10	90	0	0	100
V. l. latastei	3	97	0	0	45	55	0	14	86
V. a. meridionalis	0	93	7	0	5	95	0	0	100
V. a. ammodytes	0	71	29	0	23	77	0	19	81
V. a. montandoni	3	94	3	0	12	88	0	12	88
V. a. transcaucas.	0	100	0	0	0	100	0	0	100

E = entières. é = frontale en écusson. S = segmentées en 2 ou 3 mais encore bien reconnaissables. D = entièrement divisées. Les chiffres correspondent, pour chaque taxon, au pourcentage d'individus répresentés dans chacune des classes considérée.

recouverte de petites écailles dont le nombre moyen varie de 35,5 à 50,6 selon les espèces; outre les susoculaires, seule la frontale subsiste non rarement sous la forme d'un écusson. Le troisième groupe est essentiellement caractérisé par l'importance des variations individuelles au sein d'une même population, voire d'une même portée. Pour les internasales + intersusoculaires le coefficient de variation, généralement compris entre 10 et 20 (en moyenne 18,52 pour le premier groupe, 13,54 pour le deuxième) atteint 25,1 chez *V. kaznakovi*, 27,5 chez *V. aspis hugyi*, 29,5 chez *V. berus bosniensis*, 30,1 chez *V. seoanei* et *V. aspis zinnikeri*. Ceci mis à part, ce troisième groupe forme la transition entre les deux précédents, avec une moyenne de 15,6 écailles intercanthales + intersusoculaires chez *V. kaznakovi* et *V. berus bosniensis*, 20,8 chez *V. seoanei*, 23,9 chez *V. aspis zinnikeri* et 28 chez *V. a. hugyi* qui est déjà proche du deuxième groupe.

Ecailles canthales et apicales

Les écailles canthales sont au nombre de deux de chaque côté chez la plupart des espèces. On en trouve parfois trois chez *V. latastei* et *V. aspis aspis*, chiffre qui est atteint dans 21% des cas chez *V. ammodytes ammodytes* et dans 93 à 100% des cas chez les autres sous-espèces de *V. ammodytes*. La canthale postérieure est toujours en contact avec la susoculaire chez *V. ursinii*, alors qu'elle en est séparée par la préoculaire supérieure dans

1 à 5% des cas chez *V. kaznakovi*, *V. seoanei*, *V. berus* et *V. latastei monticola*, 10% des cas chez *V. l. gaditana*, 25 à 42% des cas chez *V. aspis*, 52% des cas chez *V. latastei latastei* et 93 à 100% chez *V. ammodytes*.

Les écailles apicales, ou postrostrales, sont normalement au nombre de 1 chez *V. ursinii*, 1 ou 2 chez *V. kaznakovi*, 2 chez *V. berus*, *V. seoanei* et *V. aspis zinnikeri*, 2 ou 3 chez les autres sous-espèces de *V. aspis* (tab. III). Chez *V. latastei* et surtout chez *V. ammodytes*, le développement de la protubérance nasale augmente beaucoup le nombre des écailles situées entre la rostrale, les rostronasales, les canthales et les intercanthales. Ce nombre varie de 3 à 7, mais est le plus souvent de 5 chez *V. latastei*. Il varie de 8 à 19 (m = 14,05) chez *V. ammodytes meridionalis* et de 7 à 16 (m = 11,11 à 12,06) chez les autres sous-espèces de *V. ammodytes*.

TABLEAU III

Nombre d'écailles apicales et nombre moyen des écailles loréales et périoculaires.

	Apicales			Loréales		Périoculaires	
	1	2	3	n	m $\sigma / \sqrt{n}$	n	m $\sigma / \sqrt{n}$
V. u. ursinii	98	2	0	94	3,37 ± 0,11	131	8,64 ± 0,07
V. u. rakosiensis	95	5	0	76	2,68 ± 0,11	74	8,35 ± 0,10
V. u. ebneri	89	11	0	48	3,90 ± 0,14	48	9,50 ± 0,11
V. u. renardi	100	0	0	66	4,03 ± 0,09	69	9,07 ± 0,11
V. kaznakovi	50	50	0	39	4,00 ± 0,16	40	10,10 ± 0,16
V. seoanei	10	90	0	136	4,40 ± 0,08	164	9,00 ± 0,09
V. b. berus	4	95	1	206	2,97 ± 0,07	239	8,85 ± 0,06
V. b. bosniensis	0	100	0	114	4,29 ± 0,12	114	9,90 ± 0,10
V. b. sachalinen.	8	84	8	24	2,50 ± 0,20	23	10,43 ± 0,18
V. a. zinnikeri	0	100	0	82	5,21 ± 0,12	51	9,82 ± 0,15
V. a. aspis	0	84	16	102	5,34 ± 0,12	80	10,29 ± 0,12
V. a. montecristi	0	41	59	34	5,60 ± 0,17	34	10,24 ± 0,13
V. a. hugyi	0	79	21	28	5,68 ± 0,18	28	9,89 ± 0,16
V. l. gaditana				45	7,53 ± 0,20	45	9,87 ± 0,26
V. l. monticola				33	5,88 ± 0,15	33	9,24 ± 0,17
V. l. latastei				48	6,90 ± 0,19	51	9,78 ± 0,11
V. a. meridionalis				40	7,00 ± 0,27	40	11,73 ± 0,16
V. a. ammodytes				56	5,79 ± 0,11	58	11,29 ± 0,11
V. a. montandoni				30	6,70 ± 0,14	29	10,62 ± 0,12
V. a. transcaucas.				7	6,57 ± 0,30	8	11,13 ± 0,29

Apicales: les chiffres correspondent, pour chaque taxon, au pourcentage des individus représentés dans chacune des classes considérées. Loréales et périoculaires: n = nombre de données. m = moyenne. $\sigma / \sqrt{n}$ = erreur standard. Pour les apicales, le nombre de données est, à très peu de chose près, le même pour que les labiales supérieures (Tableau IV).

Rostrale et rostronasales

L'écaille rostrale qui, avec les deux rostronasales situées de part et d'autre, forme la face antérieure du museau, atteint habituellement la partie supérieure de celui-ci. Elle est de ce fait d'autant plus haute que l'extrémité du museau est plus retroussée et dépasse le niveau du canthus rostralis chez *V. aspis* et surtout chez *V. latastei*. Les rostronasales, un peu moins hautes que la rostrale, sont normalement entières. Toutefois, elles sont

parfois divisées en deux horizontalement chez *V. latastei*, ce phénomène étant beaucoup plus fréquent dans certaines populations d'Algérie. Chez *V. ammodytes ammodytes* la rostrale, plus large que haute, est loin d'atteindre le niveau du canthus rostralis, alors qu'elle s'en rapproche souvent et le dépasse parfois chez les autres sous-espèces. Inversement, les rostronasales, habituellement entières chez *V. ammodytes ammodytes*, sont généralement divisées en deux horizontalement chez les autres sous-espèces.

Ecailles des faces latérales

Parmi les écailles qui recouvrent les faces latérales de la tête, nous avons compté les loréales, les périoculaires et les labiales, ainsi que le nombre de rangées d'écailles qui séparent l'œil des labiales supérieures.

Le nombre des écailles loréales et périoculaires varie, dans l'ensemble, dans le même sens que celui des écailles intercanthales et intersusoculaires (tab. III). En ce qui concerne les loréales, on doit noter d'une part la coupure assez nette qui sépare *V. aspis*, *V. latastei* et *V. ammodytes* des autres espèces, d'autre part la différence importante entre *V. berus bosniensis* et les deux autres sous-espèces. Le coefficient de variation est toujours élevé (11,2 à 40) et ce d'autant plus que le nombre de loréales est plus faible. Par ailleurs, la première préoculaire est en contact avec la nasale dans 94 à 100% des cas chez *V. ursinii ursinii*, *V. u. ebneri* et *V. berus sachalinensis*, 77% chez *V. ursinii renardi*, 59% chez *V. u. rakosiensis* et 15% chez *V. kaznakovi* et *V. seoanei*. Dans les autres taxons, ce contact est exceptionnel et normalement la première préoculaire est nettement séparée de la nasale par au moins une loréale. Le nombre moyen des écailles périoculaires varie de 8,35 chez *V. ursinii rakosiensis* à 11,73 chez *V. ammodytes meridionalis*, le coefficient de variation (en moyenne $9{,}62 \pm 0{,}58$) étant beaucoup plus faible et plus constant que celui des loréales.

Le nombre des rangées d'écailles séparant l'œil des labiales supérieures — en principe une ou deux rangées — est un caractère assez souvent utilisé en systématique. Malheureusement, il existe des cas intermédiaires où des sousoculaires en deux rangées présentent cependant une écaille en contact à la fois avec l'œil et une labiale supérieure (tab. IV). Ces cas intermédiaires sont particulièrement nombreux chez *V. kaznakovi* et *V. aspis zinnikeri* (44%) et, bien qu'à un moindre degré, chez *V. berus bosniensis* (35%), *V. ursinii ebneri* (29%) et *V. seoanei* (28%). Pour les autres Vipères, le nombre de rangées d'écailles sousoculaires constitue un critère de détermination utile mais rarement décisif.

Le nombre des labiales supérieures varie également selon les espèces. De 7 ou 8 chez *V. ursinii ursinii* et *V. ursinii rakosiensis*, il passe à 9 ou 10 chez *V. aspis*, *V. latastei* et *V. ammodytes* (tab. IV). Le nombre des écailles labiales inférieures varie dans le même sens, le mode se situant à 8 chez *V. ursinii ursinii*, 9 chez *V. ursinii rakosiensis*, 10 chez *V. ursinii ebneri*, *V. u. renardi*, *V. kaznakovi*, *V. berus berus* et *V. b. sachalinensis*, 11 chez *V. seoanei*, *V. berus bosniensis* et *V. latastei monticola*, 12 chez les autres Vipères. Le coefficient de variation des écailles labiales supérieures et inférieures, respectivement $6{,}02 \pm 0{,}33$ et $6{,}53 \pm 0{,}28$, est relativement peu élevé et assez stable dans les deux cas.

Discussion

En ce qui concerne la morphologie externe, les Viperinae et Crotalinae *sensu stricto* sont essentiellement caractérisés, parmi les Colubroidea, par leurs tendances à l'alourdissement du corps, à l'élargissement de la partie postérieure de la tête et à la segmentation des écailles céphaliques (Marx & Rabb 1965, 1972). Ensemble de caractères que

Tableau IV

Nombre de rangées d'écailles sousoculaires et nombre d'écailles labiales supérieures.

	Rangées de sousoculaires			Labiales supérieures						
	1r	int.	2r	6	7	8	9	10	11	n
V. u. ursinii	100	0	0	1	11	84	4	0	0	(383)
V. u. rakosiensis	99	1	0	6	27	66	1	0	0	(1 149)
V. u. ebneri	71	29	0	0	0	17	78	5	0	(54)
V. u. renardi	93	7	0	0	0	6	92	2	0	(65)
V. kaznakovi	46	44	10	0	0	17	78	5	0	(48)
V. seoanei	69	28	3	0	0	10	77	13	0	(124)
V. b. berus	87	9	4	0	1	22	71	6	0	(203)
V. b. bosniensis	59	35	6	0	0	8	76	16	0	(113)
V. b. sachalinen.	92	8	0	0	0	29	63	8	0	(24)
V. a. zinnikeri	10	44	46	0	0	4	48	38	10	(50)
V. a. aspis	3	4	93	0	0	0	41	43	16	(100)
V. a. montecristi	0	0	100	0	0	0	25	54	21	(34)
V. a. hugyi	0	4	96	0	0	0	68	32	0	(28)
V. l. gaditana	0	5	95	0	0	0	33	64	0	(45)
V. l. monticola	6	12	82	0	0	0	82	18	0	(33)
V. l. latastei	0	0	100	0	0	2	24	70	4	(50)
V. a. meridonalis	0	0	100	0	0	0	52	43	15	(40)
V. a. ammodytes	0	9	91	0	0	6	67	22	5	(55)
V. a. montandoni	0	3	97	0	0	0	72	28	0	(32)
V. a. transcaucas.	0	0	100	0	0	0	50	50	0	(8)

Les chiffres correspondent, pour chaque taxon, au pourcentage des individus représentés dans chacune des classes considérées. int. = intermédiaire entre 1 et 2 rangées de sousoculaires. n = nombre de données.

l'on peut légitimement lier au développement d'un appareil venimeux très élaboré et à l'adoption concomitante ou consécutive d'une niche écologique différente de celle des Colubridae et Elapidae vivant dans les mêmes milieux. On admet très généralement qu'il s'agit là de caractères dérivés, à partir d'un état plus ou moins proche de celui qui est actuellement représenté par la majorité des Colubridae, état considéré de ce fait comme « primitif » au sens d'initial ou d'ancestral. Assez curieusement, les Vipères d'Europe illustrent plusieurs stades de cette évolution qui progresse encore dans le groupe des Lébétines et culmine dans le genre africain *Bitis*. Manifestement, le type « Viperinae » s'accentue progressivement de *Vipera ursinii* à *V. ammodytes*. Cette évolution s'accompagne, chez les Vipères d'Europe, de la formation d'une proéminence nasale, tendance propre à ce groupe d'espèces et inconnue chez les Lébétines. Bien entendu, ces différents caractères n'évoluent pas d'une façon rigoureusement synchrone et le classement des espèces varie quelque peu selon le critère choisi. Mais le tableau général n'en est pas moins très significatif (fig. 3).

A côté de ces variations de l'écaillure céphalique et de la forme du corps et de la tête, il existe également une tendance très nette, mais d'interprétation plus difficile, à une augmentation de la taille, du nombre des plaques ventrales et du nombre des rangées d'écailles dorsales. Parmi les Vipères d'Europe on constate, dans l'ensemble, une corrélation positive entre la longueur du corps et le nombre des plaques ventrales. Il existe

cependant à cette règle une exception fort intéressante: *V. latastei monticola*, le plus petit représentant du genre — dans la nature, la plupart des adultes mesurent moins de 30 cm — possède un nombre de plaques ventrales égal ou supérieur à celui d'espèces bien plus grandes. A notre avis, il s'agit là d'un cas d'évolution régressive; en effet, dans l'habitat résiduel où *V. l. monticola* survit encore, compte tenu du régime de l'espèce les

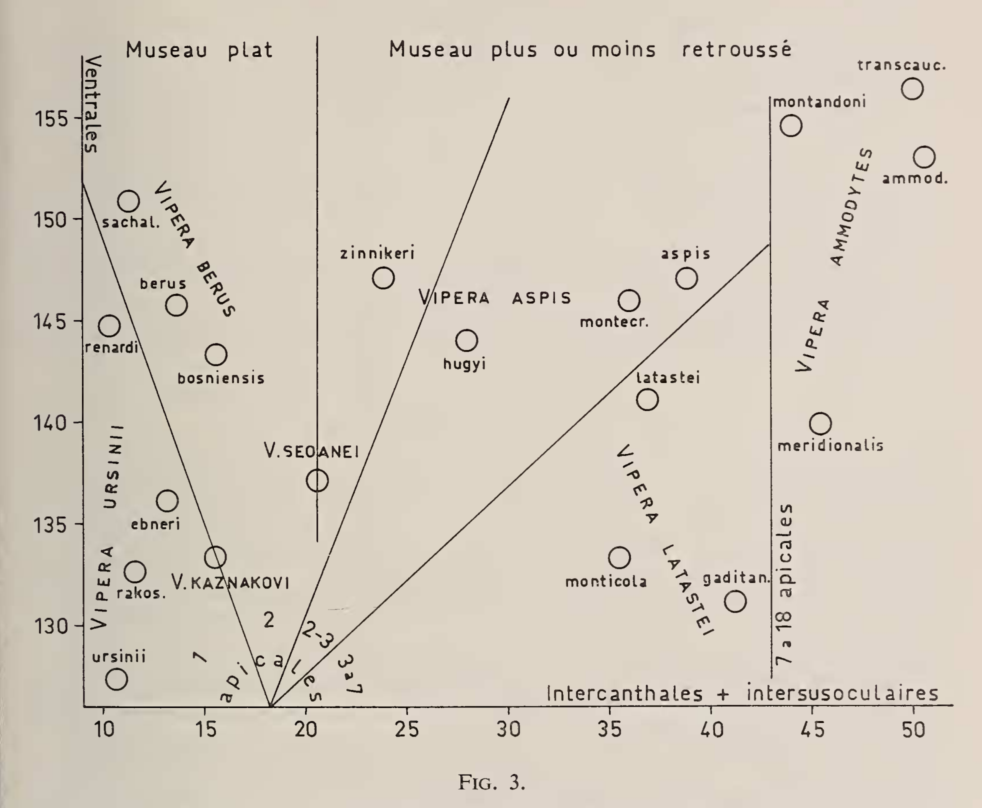


FIG. 3.

Tendance évolutive des Vipères d'Europe, pour quelques caractères morphologiques. En abscisses: nombre moyen des écailles intercanthales + intersusoculaires. En ordonnées: nombre des plaques ventrales (moyenne des moyennes mâles et femelles). Les cercles indiquent la position respective de chaque taxon en fonction de ces deux critères. Sur ce cadre, nous avons également porté le nombre des écailles apicales et la forme du museau.

seules proies disponibles sont de très petits Lézards et une Vipère de plus grande taille serait incapable de survivre (SAINT GIRONS 1973). La pression de sélection en faveur d'une réduction de la taille a du être impérieuse. Celle-ci a apparemment entraîné une réduction de 21 à 19 du nombre des rangées d'écailles dorsales, mais le nombre des plaques ventrales n'a pas été modifié, ce qui laisse à penser que si l'augmentation de la taille est liée à celle du nombre des plaques ventrales, l'inverse n'est pas vrai. En conséquence, nous sommes amenés à admettre, dans le cas des Vipères d'Europe: 1) qu'un petit nombre de plaques ventrales correspond bien à un caractère « primitif », tout comme la faible segmentation des écailles céphaliques et 2) que s'il existe une tendance générale à l'augmentation de la taille et du nombre des rangées d'écailles dorsales, ces caractères

ne représentant que des critères indicatifs lors d'une reconstitution phylogénique. Bien entendu, la première de ces conclusions ne signifie nullement que chez d'autres Serpents, vivant dans des milieux différents, il ne puisse y avoir diminution du nombre des plaques ventrales. Il en est d'ailleurs de même en ce qui concerne le nombre des écailles céphaliques, la tendance à la fusion étant une caractéristique bien connue des Colubroidea fouisseurs.

Une dernière remarque doit être faite à propos de la taille et du nombre des plaques ventrales. Parmi les espèces polytypiques, la ou les formes septentrionales sont généralement plus grandes et pourvues d'un nombre plus élevé de plaques ventrales que la ou les formes méridionales. Ce phénomène est particulièrement net chez *V. latastei* et *V. ammodytes*, encore notable chez *V. ursinii* (*V. u. renardi* par rapport à *V. u. ebneri* et *V. u. rakosiensis* par rapport à *V. u. ursinii*) et même *V. berus*. Toutefois, cette « règle » — qui n'est nullement générale chez les Serpents, bien au contraire — ne s'applique pas à *V. aspis*.

Le rapport entre le nombre des souscaudales et celui des ventrales, qui correspond grossièrement à la longueur relative de la queue, est l'un des rares caractères pour lequel les Vipères européennes n'entrent pas dans le cadre général de l'évolution des Viperidae. En effet, les queues les plus courtes se trouvent chez *V. ursinii* et *V. ammodytes*, espèces que l'on peut par ailleurs considérer comme la plus « primitive » et la plus « évoluée ».

Ainsi que nous l'avons vu, la coloration des Vipères est très variable. La teinte de fond des téguments peut certainement être modifiée par celle du milieu et E. Sochurek nous en a montré un exemple frappant en Carinthie: dans les éboulis calcaires gris clair les populations de Vipères ammodytes ont des teintes beaucoup plus pâles que dans les zones voisines de roches granitiques sombres, ce qui est dû certainement à la pression de sélection exercée par des prédateurs chassant à vue. Des cas de cette sorte sont cependant assez rares et, de toute façon, ils n'intéressent pas les dessins dorsaux. Parmi ces derniers, il est à peu près certain que le type *bilineata*, surtout développé chez *V. kaznakovi* et *V. seoanei*, moins chez *V. a. zinnikeri*, provient du zig-zag dorsal classique par élargissement de l'axe vertébral, puis assombrissement des flancs et que le type « *aspis* », à barres transversales étroites, est récent et a été réalisé indépendamment chez *V. berus bosniensis*, *V. b. sachalinensis*, *V. aspis aspis* et *V. ammodytes transcaucasiana*. Par ailleurs, nous aurions tendance à considérer que les marques dorsales de type rhomboïdal, très répandues parmi les Viperidae et présentes chez *V. aspis hugyi*, *V. a. montecristi*, *V. latastei* et trois des quatre sous-espèces de *V. ammodytes*, pourraient provenir du zig-zag classique tel qu'il existe chez *V. ursinii* et *V. berus berus*, espèces plus primitives par d'autres caractères; toutefois, rien ne le prouve absolument. Il est très probable que la pression de sélection s'exerce en faveur d'une coloration de type « rompu », mais il n'existe guère de corrélations évidentes entre le biotope fréquenté et l'existence de l'un ou l'autre des quatre grands types de marques dorsales représentés chez les Vipères d'Europe. Tout au plus peut-on remarquer que le type rhomboïdal est particulièrement répandu chez les formes méditerranéennes vivant surtout parmi les rochers.

STATUT PROPOSÉ ET PROBLÈMES D'ORDRE SYSTÉMATIQUE

Il ne peut être question, dans ce travail, de décrire toutes les caractéristiques morphologiques des différentes espèces de Vipères d'Europe. Pour beaucoup d'entre elles, Boulenger (1913) s'en est d'ailleurs chargé dans son livre « The Snakes of Europe » qui reste un modèle du genre. Nous nous contenterons, tout en précisant le statut qui a été retenu, de donner pour chaque espèce et sous-espèce les caractères qui nous semblent

essentiels et notamment ceux qui les différencient des autres formes. De ce fait, la coloration sera traitée de façon sommaire. La synonymie a été réduite au strict minimum et nous avons systématiquement omis de tenir compte des publications de Reuss, auteur que ses conceptions purement typologiques ont conduit à reconnaître d'innombrables taxons dénués de toute valeur.

Vipera ursinii (Bonaparte, 1835)

1835 *Pelias ursinii* Bonaparte. *Iconogr. Fauna Ital.* 2 (12). Terra typica: Abbruzes, Italie.
1893 *Vipera ursinii*, Boulenger. *Proc. zool. Soc.* Lond. 1893: 596.

Espèce de taille moyenne ou petite, au corps relativement mince, à tête étroite et museau légèrement pointu, vivant essentiellement dans les steppes ou les prairies de plaines ou de montagnes, des Alpes à l'Altaï et au Pamir. Teinte de fond des téguments grise ou beige, zig-zag dorsal étroit et continu, brun foncé ou noir, à angles sortants arrondis. Flancs parfois uniformément assombris. Pas de différence de coloration entre les sexes. Le plus souvent, 1 écaille apicale, 2 canthales, la postérieure en contact avec la susoculaire, frontale et pariétales entières, sousoculaires en 1 rangée.

Vipera ursinii ursinii (Bonaparte, 1835)

1911 *Vipera macrops* Méhély. *Annls. hist.-nat. Mus. natn. hung.* 9: 203. Terra typica restricta: Korita, Herzegovine, Yougoslavie.
1955 *Vipera ursinii wettsteini* Knoepffler et Sochurek. *Burgenl. Heimatbl.* 27: 187. Terra typica: Mts de Lures, Basses-Alpes, France.
1970 *Vipera ursinii anatolica* Eiselt & Baran. *Annls. naturhist. Mus. Wien* 74: 357. Terra typica: Ciglikara Ormani, Eimali, Vil. Antalya, sud-ouest de la Turquie.

La plus petite des sous-espèces, localisée à des prairies subalpines à Genévriers nains dans les montagnes méditerranéennes (Alpes méridionales françaises, Abbruzes, Balkans, Taurus occidental).

Atteint 48 cm. Ventre gris clair. Ecailles dorsales en 19 rangées. 115 à 133 (m $= 126{,}29 \pm 3{,}31$) [1] plaques ventrales chez les mâles, 116 à 136 (m $= 128{,}38 \pm 3{,}10$ chez les femelles. 26 à 35 (m $= 31{,}44 \pm 1{,}82$) paires de souscaudales chez les mâles, 19 à 30 (m $= 24{,}28 \pm 2{,}00$) chez les femelles. 8 à 15 intercanthales + intersusoculaires (m $= 10{,}73 \pm 1{,}97$). Première préoculaire presque toujours en contact avec la nasale. Le plus souvant, 3 loréales, 8 ou 9 périoculaires, 8 labiales supérieures et 8 ou 9 labiales inférieures.

L'aire de répartition évidemment résiduelle de *V. u. ursinii* est fractionnée en un grand nombre de petites et parfois très petites populations totalement isolées. Les Vipères de France, d'Italie, des Balkans et de Turquie ont reçu des statuts subspécifiques différents. Cette décision peut être justifiée théoriquement, car il existe de petites différences morphologiques et il n'y a certainement aucun flux de gènes d'une région à l'autre. Mais il en est de même entre populations beaucoup plus proches. Par exemple,

---

[1] Selon la coutume, nous donnons les maxima et minima, mais la dispersion dépend surtout de l'importance de l'échantillon et pour les comparaisons il vaudrait mieux tenir compte de deux ou trois fois l'écart type de part et d'autre de la moyenne, intervalles qui ont de fortes chances de comprendre respectivement plus de 95% et de 99% des individus du taxon considéré (voir à ce sujet Klauber 1941). Pour faciliter ce calcul, nous donnons après la moyenne l'écart type et non l'erreur standard qui, elle, figure sur les tableaux.

les spécimens du Mt-Ventoux diffèrent davantage de ceux des Mts-de-Lures, distants de 40 km, que ces derniers ne diffèrent des spécimens des Abbruzes. Dans ces conditions il faudrait, ou bien multiplier davantage encore les taxons, ou bien, ce qui semble plus raisonnable, se rallier à l'opinion de KRAMER (1961) qui a rassemblé dans une même sous-espèce toutes les formes européennes de montagne. Au moins à titre provisoire, nous y inclurons également *V. u. anatolica* dont les deux seuls spécimens connus en sont beaucoup plus proches de toute autre sous-espèce et n'en diffèrent que par un nombre particulièrement faible de ventrales (116 et 120). D'autant qu'un individu provenant de Turquie sans indication de localité (MNHN, n° 4000) possède, lui, 127 ventrales.

Vipera ursinii rakosiensis Méhély, 1894.

1894 *Vipera berus rakosiensis* Méhély. *Zool. Anz.* 16: 190. Terra typica: Rakos, près de Budapest, Hongrie.
1955 *Vipera ursinii rakosiensis*, KNOEPFFLER & SOCHUREK. *Burgenl. Heimatbl.* 186: 27.

Vivait dans les prairies et les steppes des plaines danubiennes, de la Basse-Autriche à la Roumanie. Ne subsiste plus actuellement que dans quelques stations isolées.

Atteint 55 cm. Ventre noir. Ecailles dorsales en 19, rarement 21 rangées. 125 à 138 ($m = 131{,}36 \pm 2{,}51$) ventrales chez les mâles, 127 à 142 ($m = 134{,}03 \pm 2{,}45$) chez les femelles. 28 à 37 ($m = 32{,}28 \pm 1{,}74$) paires de souscaudales chez les mâles, 19 à 29 ($m = 24{,}57 \pm 1{,}43$) chez les femelles. 7 à 16 intercanthales + intersusoculaires ($m = 11{,}57 \pm 2{,}06$). Première préoculaire en contact ou non avec la nasale. Généralement 2 ou 3 loréales, 8 ou 9 périoculaires, 8 labiales supérieures et 9 labiales inférieures.

La fragmentation de l'aire de répartition de *V. u. rakosiensis* est relativement récente et cette sous-espèce est beaucoup plus homogène que la précédente. Toutefois, les populations de Roumanie orientale (région de Jasi notamment) sont morphologiquement intermédiaires entre *V. u. rakosiensis* et *V. u. renardi* (VANCEA & IONESCU 1954). Il s'agit probablement d'une zone d'intergradation secondaire.

Vipera ursinii ebneri Knoepffler & Sochurek, 1955.

1955 *Vipera ursinii ebneri* Knoepffler & Sochurek. *Burgenl. Heimatbl.* 17: 185. Terra typica: Mt Elbourz, Iran, 2700 m.
1961 *Vipera ursinii renardi (partim)*, KRAMER. *Revue suisse Zool.* 68: 715.

Vipère répartie du nord-est de la Turquie et du Caucase méridional au Turkestan occidental, dans des formations découvertes mais d'altitudes variées, jusqu'à 2700 m au moins.

Atteint 55 cm au moins. Ecailles dorsales en 21 rangées. 129 à 142 ($m = 135{,}24 \pm 3{,}83$) ventrales chez les mâles, 130 à 142 ($m = 137{,}10 \pm 3{,}84$) chez les femelles. 32 à 37 ($m = 33{,}36 \pm 1{,}41$) paires de souscaudales chez les mâles, 22 à 30 ($m = 26 \pm 2{,}98$) chez les femelles. 8 à 21 ($m = 13{,}19 \pm 3{,}21$) écailles intercanthales + intersusoculaires. Pariétales plus ou moins segmentées dans 36% des cas. Première préoculaire en contact avec la nasale, sousoculaires en 1 rangée, ou 1 rangée ½ (dans 29% des cas). Généralement 4 loréales, 9 ou 10 périoculaires, 9 labiales supérieures et 10 labiales inférieures.

MEHELY (1911) et KRAMER (1961) ont déjà remarqué l'hétérogénéité du groupe *renardi*, où ils suggèrent l'existence d'une forme des steppes du nord-ouest, d'une forme des steppes du sud-est et d'une forme subalpine. D'après notre matériel, il est évident que les Vipères des steppes septentrionales diffèrent des Vipères des steppes et montagnes

méridionales, rassemblées ici sous le nom de *V. ursinii ebneri* [1]. Le problème est de savoir si ce dernier ensemble mérite, ou non, d'être à son tour divisé. L'insuffisance de notre matériel (7 spécimens d'Arménie et des régions voisines, 5 spécimens du Massif de l'Elbourz et 15 spécimens répartis entre Samarkand et l'Ala Koul) ne permet pas de trancher de façon définitive. Il existe, certes, des différences entre ces trois lots, celui d'Arménie étant d'ailleurs lui-même passablement hétérogène; malgré tout, un ensemble méridional — probablement en voie de différenciation mais sans doute aussi en cours d'extinction — s'oppose indiscutablement à un ensemble septentrional. C'est une situation que nous avons déjà vue avec *V. ursinii ursinii* et dont *V. latastei gaditana* offre un autre exemple.

Vipera ursinii renardi (Christoph, 1861).

1861 *Pelias renardi* Christoph. *Bull. Soc. natural. Moscou*, 34: 599. Terra typica: Sarepta, Basse Volga, U.R.S.S.
1893 *Vipera renardi*, BOULENGER. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1893: 598.
1913 *Vipera berus dinniki* Nikolsky. *Herpet. caucas.* 1913: 176. Terra typica: près de Maikop, nord-ouest du Caucase, U.R.S.S.
1936 *Vipera ursinii renardi*, SCHWARTZ. *Behringwerck-Mitt., Marburg*, 7: 186.

Forme des steppes non arides, répandue de la Bessarabie à l'Altaï. En contact avec *V. u. rakosiensis* à l'ouest et avec *V. u. ebneri* dans le sud-est du Caucase et dans la région de l'Ala Kul.

Jusqu'à 62 cm. Région intercanthale souvent légèrement concave. Ecailles dorsales en 21 rangées. 139 à 149 ($m = 143{,}80 \pm 2{,}87$) ventrales chez les mâles, 142 à 151 ($m = 145{,}53 \pm 3{,}74$) chez les femelles. 30 à 39 ($m = 35 \pm 2{,}12$) paires de souscaudales chez les mâles, 25 à 29 ($m = 26{,}73 \pm 1{,}28$) chez les femelles. 6 à 16 ($m = 10{,}34 \pm 2{,}06$) intercanthales + intersusoculaires. Pariétales plus ou moins segmentées dans 23% des cas. Première préoculaire en contact avec la nasale dans 77% des cas. Le plus souvent 4 loréales, 9 périoculaires, 9 labiales supérieures et 10 labiales inférieures.

Longtemps considérée comme une espèce particulière, *V. u. renardi* fait manifestement partie du groupe des Vipères d'Orsini. Elle en est la forme la plus évoluée, la plus homogène, la seule aussi dont l'aire de répartition ne soit pas plus ou moins fragmentée et résiduelle. Avant l'intervention récente de l'Homme, cette sous-espèce était même probablement en phase d'expansion, notamment au détriment de *V. u. rakosiensis*. Nous n'avons pas tenu compte dans ce travail de 4 spécimens du delta du Danube, qui sont tous atypiques à plusieurs égards. Cette population isolée, probablement déjà fragmentée et en voie de disparition, s'est peut-être différenciée de façon notable.

Vipera kaznakovi, Nikolsky, 1909

1909 *Vipera kaznakovi* Nikolsky, *Mitt. kaukas. Mus. Tiflis* 4: 174. Terra typica: Kreis Suchumi, Géorgie, U.R.S.S.
1916 *Vipera tigrina* Tzarevski. *Ann. Mus. zool. Acad. Sc. Petrograd* 21: 34. Terra typica: nord-ouest du Caucase, U.R.S.S.

---

[1] *Acridophaga (renardi) eriwanensis* Reuss, 1933 (*Nach. Bl. Aqu.-Terr. Ver.* Berlin, 1933: 373. Terra typica: près d'Eriwan, 2000 m), correspond peut-être à *V. u. ebneri* et le nom d'*eriwanensis* aurait alors la priorité. Mais d'une part la brève description de Reuss « nov. subsp. mit rotgelber, Kehle, 21 Sg., 140 + 1 Ventr., 9 Slb., bei Eriwan » ne permet d'avoir aucune certitude en la matière, d'autre part l'unique exemplaire (un mâle, déposé au Berliner Naturkundemuseum) semble avoir disparu (KRAMER 1961).

1947 *Vipera berus ornata* Basoglu. *Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul* 12: 189. Terra typica: Hopa, nord-est de la Turquie.

Longtemps confondue avec *V. berus* ou avec *V. ursinii*, *V. kaznakovi* est localisée à la zone relativement chaude et humide, à couvert végétal dense, située sur le bord oriental de la mer Noire. Dans le Caucase occidental, on la trouve jusqu'à 2000 m d'altitude au moins.

Atteint 62 cm. Forme du corps et du museau voisines de celles de *V. berus*, mais tête plus large au niveau des masséters. La teinte de fond des téguments varie du beige à l'orange, parfois au rouge. Le zig-zag dorsal, toujours large, ressort nettement et se confond en avant avec le V occipital. Parfois son élargissement, joint au noircissement des flancs, aboutit à un type *bilineata*. Ventre noir. Les teintes des mâles sont généralement plus vives et tranchées. Ecailles dorsales en 21 rangées, rarement 23. 126 à 137 ($m = 132,64 \pm 2,57$) ventrales chez les mâles, 130 à 140 ($m = 134 \pm 3,51$) chez les femelles. 31 à 36 ($m = 33,77 \pm 1,36$) paires de souscaudales chez les mâles, 24 à 30 ($m = 27,82 \pm 1,78$) chez les femelles. 1 ou 2 apicales. 2 canthales, la postérieure en contact avec la préoculaire. 10 à 27 ($m = 15,77 \pm 5,37$) intercanthales + intersusoculaires. Frontale et pariétales plus ou moins segmentées dans 26% des cas. Première préoculaire non en contact avec la nasale. Sousoculaires en 1 rangée, ou 1 rangée ½. Le plus souvent 3 à 5 loréales, 11 ou 12 périoculaires, 9 labiales supérieures, 10 ou 11 labiales inférieures.

Vipera seonaei Lataste, 1879

1879 *Vipera berus seoanei* Lataste. *Bull. Soc. zool. Fr.* 4: 132. Terra typica restricta: Cabanas (La Corogne), Espagne.
1976 *Vipera seoanei*. Saint Girons & Duguy. *Bull. Soc. zool. Fr.* 101: 325.

Longtemps considérée comme une simple sous-espèce de *Vipera berus*, *V. seoanei* est répandue dans tout le nord-ouest de la Péninsule Ibérique et dans l'extrême sud-ouest de la France, en fait dans une zone de climat à la fois chaud et humide qui n'est pas sans rappeler celle ou vit *V. kaznakovi*.

Atteint 60 cm au moins. Forme du corps et de la tête intermédiaire entre *V. berus* et *V. aspis aspis*. Museau très légèrement retroussé à son extrémité. Teinte de fond des téguments beige. Zig-zag dorsal brun, large. Tendance fréquente vers le type *bilineata*. Ventre gris foncé ou noir. Dichromatisme sexuel très faible. Ecailles dorsales en 21 rangées. 128 à 144 ($m = 135,84 \pm 3,65$) ventrales chez les mâles, 132 à 147 ($m = 138,50 \pm 3,78$) chez les femelles. 32 à 40 ($m = 35,96 \pm 1,90$) paires de souscaudales chez les mâles, 27 à 31 ($m = 29,07 \pm 1,25$) chez les femelles. Normalement 2 apicales et 2 canthales, la postérieure en contact avec la susoculaire. 10 à 36 ($m = 20,79 \pm 6,25$) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entière dans 34% des cas, complètement divisée dans 24%; pariétales entières dans 28% des cas, complètement divisées dans 42%. Première préoculaire en contact avec la nasale dans 15% des cas seulement. Sousoculaires en 1 rangée dans 69% des cas, 1 rangée $^1/_2$ dans 28%. Généralement 4 ou 5 loréales et 9 ou 10 périoculaires. 9, parfois 8 ou 10 labiales supérieures; 11, non rarement 10 ou 12 labiales inférieures.

Vipera berus (Linnaeus, 1758)

1758 *Coluber berus* Linnaeus. *Syst. Nat.*, Ed. 10, 1: 217. Terra typica restricta: Upsala, Suède.
1803 *Vipera berus*, Daudin, *Hist. nat. Rept.* 6: 89.

Espèce répandue de l'Angleterre à l'île Sakhaline et des Balkans au cercle polaire, dans la zone des forêts tempérées et froides. Museau plat et relativement large, tête peu

élargie en arrière. Ecailles dorsales en 21 rangées. 2 apicales, 2 canthales, la postérieure en contact avec la susoculaire. Frontale et pariétales généralement entières.

Vipera berus berus (Linnaeus, 1758)

1928 *Vipera berus berus*, MERTENS & MULLER, *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.* 41: 52.

L'aire de répartition est celle de l'espèce, moins l'extrémité orientale et les Balkans.

Atteint 70 cm. Teinte de fond des téguments beige ou brun clair chez les femelles, grise chez les mâles. Marques sombres brun foncé chez les femelles, noires chez les mâles. Zig-zag dorsal continu, modérément large, à angles sortants aigus. Ventre noir. Mélanisme assez fréquent. 136 à 151 (m = 144,18 ± 2,89) ventrales chez les mâles, 137 à 155 (m = 147,24 ± 3,33) chez les femelles. 32 à 45 (m = 38,75 ± 2,36) paires de souscaudales chez les mâles, 23 à 36 (m = 30,78 ± 2,28) chez les femelles. 9 à 26 (m = 14,94 ± 3,44) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entière dans 95% des cas, pariétales entières dans 91% des cas. Préoculaire non en contact avec la nasale. Sousoculaires en 1 rangée dans 87% des cas. Généralement 2 à 4 loréales, 8 à 10 périoculaires, 9 labiales supérieures et 10 ou 11 labiales inférieures.

Dans l'ensemble, *V. berus berus* est d'une remarquable homogénéité dans l'aire de répartition immense qu'elle occupe. Il semble toutefois qu'il existe une légère variation clinale, orientée d'ouest en est, les populations de Russie et de Sibérie montrant une tendance à une plus grande segmentation des écailles céphaliques (par exemple, le nombre des intercanthales + intersusoculaires passe de 13,67 ± 2,61 en France, à 16,82 ± 4,22 en Russie [1] et à 17,67 ± 1,85 en Sibérie) et un nombre de ventrales légèrement plus élevé (moyenne mâles + femelles = 145,59 en Europe péninsulaire, 146,88 en Russie et 147,93 en Sibérie).

Vipera berus bosniensis Boettger, 1889.

1889 *Vipera berus bosniensis* Boettger, in Mojsisovics, *Mitt. naturw. Ver. Steierm.* 1888: 272. Terra typica: Trebinj, Yougoslavie.
1912 *Vipera berus pseudaspis* Schreiber. *Herpetol. Europ.*, 2: 620. Terra typica: Slavonie.

Cette sous-espèces est localisée à la zone des forêts plus ou moins humides, de plaine et de montagne, du sud-est de l'Autriche, de Yougoslavie et de Bulgarie occidentale, mais son aire de répartition semble fragmentée et cette situation est sans doute antérieure à l'action de l'Homme.

Atteint 60 cm au moins. Coloration très variable, bien que les teintes soient rarement vives ou contrastées. Zig-zag dorsal tendant vers le type « aspis », à barres transversales étroites. Dimorphisme sexuel peu accentué. 136 à 149 (m = 141,75 ± 3,19) ventrales chez les mâles, 139 à 150 (m = 144,90 ± 2,81) chez les femelles. 32 à 42 (m = 36,87 ± 2,71) paires de souscaudales chez les mâles, 24 à 32 (m = 28,60 ± 2,18) chez les femelles. 6 à 30 (m = 15,58 ± 4,63) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entière ou, dans 19% des cas, réduite à un écusson. Pariétales entières dans 84% des cas. Préoculaire non en contact avec la nasale. Sousoculaires en 2 rangées dans 59% des cas seulement. Généralement 3 à 5 loréales, 9 à 11 périoculaires, 9 labiales supérieures et 11 ou 12 labiales inférieures.

---

[1] La différence, significative avec une probabilité de plus de 99% entre les deux premiers lots, ne l'est pas entre la Russie et la Sibérie.

Vingt-cinq spécimens d'Autriche méridionale [1], qui ne figurent pas dans les différents tableaux, présentent une écaillure pratiquement identique à celle des Vipères de Yougoslavie: 141,58 ± 2,84 ventrales chez les mâles, 143,93 ± 2,24 chez les femelles. 16,84 ± 3,74 intercanthales + intersusoculaires. Frontale divisée dans 73% des cas, pariétales divisées dans 69% des cas, etc... La coloration, toutefois, généralement sombre et très peu contrastée, ne présente pas les bandes transversales caractéristiques de nombreux spécimens de Yougoslavie.

Vipera berus sachalinensis Tzarewski, 1917.

1917 *Vipera berus sachalinensis* Tzarewski. *Annu. Mus. zool. Acad. Sc. Petrograd.* 21: 37. Terra typica: Ile de Sakhaline.
1926 *Coluber sachalinensis sachalinensis*, Nikolskij. *Annu. Mus. zool. Acad. Sc. U.R.S.S.* 27-28: 249.
1926 *Coluber sachalinensis continentalis* Nikolskij. *Annu. Mus. zool. Acad. Sc. U.R.S.S.* 27-28: 249. Terra typica: Sibérie orientale continentale.

Sibérie orientale (régions de l'Amour et de l'Oussouri, littoral), îles Sakhaline et Shantar.

Atteint 78 cm. Forme générale et teinte de fond des téguments analogues à celles de la sous-espèce nominale. Zig-zag dorsal tendant souvent vers le type « aspis ». 147 à 152 (m = 148,17 ± 1,95) ventrales chez les mâles, 151 à 157 (m = 153,50 ± 2,17) chez les femelles. 37 à 41 (m = 39,25 ± 1,73) paires de souscaudales chez les mâles, 31 à 34 (m = 32,33 ± 0,89) chez les femelles. 8 à 14 (m = 11,08 ± 1,93) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entière, grande et plus ou moins triangulaire, le plus souvent en contact avec les susoculaires au niveau des angles antérieurs, parfois sur presque toute la longueur. Pariétales plus ou moins segmentées dans 42% des cas. Première et souvent même deuxième préoculaire en contact avec la nasale. Sousoculaires en 1 rangée dans 92% des cas. Généralement 2 ou 3 loréales, 10 ou 11 perioculaires, 9 labiales supérieures et 10 à 12 labiales inférieures.

Nous n'avons trouvé aucune différence notable entre 9 spécimens de l'île Sakhaline et 3 du continent voisin, même en ce qui concerne les critères donnés par Nikolskij pour sa sous-espèce *continentalis*. Par le nombre élevé de ses plaques ventrales, *V. b. sachalinensis* se situe à l'extrémité du cline que nous avons signalé chez *V. b. berus*; mais la très faible segmentation des plaques et écailles céphaliques correspond à une coupure nette et justifie, à elle seule, un statut sub-spécifique.

Vipera aspis (Linnaeus, 1758)

1758 *Coluber aspis* Linnaeus. *Syst. Nat.* Ed. 10, 1: 218. Terra typica restricta: Poitou, France.
1820 *Vipera (Echidna) aspis*, Merrem. *Tent. Syst. Amph.*: 151.

Espèce de régions tempérées et méditerranéennes boisées, répandue dans le nord de l'Espagne, les deux-tiers méridionaux de la France, l'est et le sud de la Suisse, l'Italie et la Sicile. Un peu plus grande et surtout plus lourde que *V. berus*. Museau nettement retroussé à son extrémité. Coloration extrêmement variable. Dorsales en 21 ou, plus rarement, 23 rangées. 2 ou 3 apicales. Frontale et pariétales plus ou moins segmentées, ou entièrement divisées. Première préoculaire non en contact avec la nasale.

[1] Provenant surtout de Malbergeth, Carinthie (BMNH) et des Alpes de Styrie, au nord ou nord-ouest de Graz (MNHN).

Vipera aspis zinnikeri Kramer, 1958.

1958 *Vipera aspis zinnikeri* Kramer. *Vjschr. naturf. Ges. Zürich* 103: 323. Terra typica: Auch, Gers, sud-ouest de la France.

Les populations les plus différenciées se trouvent sur le versant français des Pyrénées centrales. Au nord, la transition se fait graduellement avec *V. a. aspis*, jusqu'en Charente et au Massif Central. Au sud, la transition est brusque, la ligne des crêtes formant apparemment obstacle à l'échange des gènes. Les données qui vont suivre concernent uniquement les Vipères de montagne dont l'aspect général rappelle quelque peu celui de *V. seoanei.*

Atteint 70 cm. Teinte de fond des téguments de beige à brun clair, marques brunes chez les femelles, noires chez les mâles. Zig-zag dorsal plus ou moins élargi, avec parfois une tendance vers le type *bilineata*. Museau un peu moins nettement retroussé que chez *V. a. aspis*, tête un peu moins large en arrière. Ecailles dorsales en 21 rangées. 137 à 155 (m = 145,94 ± 3,46) ventrales chez les mâles, 139 à 159 (m = 148,25 ± 4,26) chez les femelles. 33 à 45 (m = 39,03 ± 2,75) paires de souscaudales chez les mâles, 27 à 38 (m = 31,76 ± 2,67) chez les femelles. 2 apicales, 2 canthales, la postérieure séparée de la susoculaire par la première préoculaire dans 33% des cas. 7 à 36 (m = 23,88 ± 7,20) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entière dans 21% des cas, pariétales entières dans 18%. Sousoculaires en 2 rangées dans 47% des cas seulement. Généralement 4 à 6 loréales, 9 à 11 périoculaires, 9 ou 10 labiales supérieures, 11 ou 12 labiales inférieures.

En principe, des variations clinales continues n'ont pas de valeur taxonomique. Toutefois, la différenciation poussée des spécimens pyrénéens, jointe à la brusque rupture du polycline concordant sur la ligne des crêtes, plaide en faveur d'un statut subspécifique. Le type provient malheureusement du Gers, ce qui pose quelques problèmes. Pour plus de détails à ce sujet, voir DUGUY & SAINT-GIRONS, (1969).

Vipera aspis aspis (Linnaeus, 1758).

1925 *Vipera aspis aspis*, MERTENS. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.* 39: 104.

Répandue dans la majeure partie de l'aire de répartition de l'espèce, à l'exception bien entendu des régions occupées par les autres sous-espèces.

Atteint 82 cm. Museau nettement retroussé, tête modérément élargie en arrière. Teinte de fond des téguments extrêmement variable. Zig-zag dorsal formant souvent d'étroites barres transversales, plus foncées chez les mâles. Malgré l'importance des variations individuelles, bon nombre de populations s'individualisent plus ou moins par leur coloration et notamment le type de marques sombres. Ce polymorphisme, individuel et régional, explique le grand nombre de « formes » qui ont été décrites (voir notamment BRUNO, 1976, p. 188). Ecailles dorsales en 21, parfois 23 rangées. 136 à 158 (m = 146,63 ± 3,41) ventrales chez les mâles, 137 à 158 (m = 147,58 ± 3,39) chez les femelles. 33 à 50 (m = 41,70 ± 3,00) paires de souscaudales chez les mâles, 27 à 42 (m = 34,09 ± 2,60) chez les femelles. 2, parfois 3 apicales. 2 canthales, la postérieure séparée des susocualires dans 42% des cas. 23 à 56 (m = 37,53 ± 6,28) intercanthales + intersusocualires. Frontale habituellement divisée ou en forme d'écusson, pariétales le plus souvent divisées. Sousoculaires en 2 rangées dans 94% des cas. Généralement 4 à 6 loréales, 10 ou 11 périoculaires, 9 ou 10 labiales supérieures, 11 à 13 labiales inférieures.

En 1970, KRAMER a proposé dans une courte note la revalidation de *V. aspis atra* Meismer, 1820, des Alpes et des Apennins méridionaux, et de *V. a. francisciredi* Laurenti, 1768, de la majeure partie de l'Italie; en même temps, cet auteur annonce un travail plus approfondi sur la question. Dans l'attente de ce dernier, nous nous sommes abstenu de prendre position et avons limité les données numériques relatives à *V. a. aspis* aux spécimens de France et de Suisse occidentale. Il est possible que, dans certaines régions, une étude détaillée montre la persistance de populations que les vicissitudes climatiques du Quaternaire ont isolées plus ou moins longuement et qui ont, de ce fait, amorcé une différenciation, comme c'est apparemment le cas pour *V. a. zinnikeri.* Cependant, le polymorphisme particulièrement accentué de *Vipera aspis* incite à la prudence.

Vipera aspis hugyi Schinz, 1833.

1833 *Vipera hugyi* Schinz. *Naturgesch. Abb. Rept.*: 179. Terra typica: Etna, Sicile.
1928 *Vipera aspis hugyi*, MERTENS & MULLER. *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.* 41: 52.

L'aire de répartition est limitée au sud de l'Italie et à la Sicile.

Corps un peu plus lourd que la forme type et tête nettement plus large en arrière. Teintes de fond des téguments variable, mais peu vive. Zig-zag dorsal large, de type rhomboïdal, plus sombre chez les mâles. Ecailles dorsales en 21 rangées. 135 à 150 (m = 143,46 ± 3,13) ventrales chez les mâles, 141 à 150 (m = 144,48 ± 2,79) chez les femelles. 36 à 45 (m = 41,45 ± 2,22) paires de souscaudales chez les mâles, 28 à 37 (m = 32,27 ± 2,58) chez les femelles. 2 ou (dans 21% des cas) 3 apicales. 2 canthales, la postérieure séparée des susoculaires dans 25% des cas. 16 à 38 intercanthales + intersusoculaires (m = 28 ± 7,76). Frontale habituellement divisée ou en forme d'écusson. Pariétales entièrement divisées dans 64% des cas seulement. Sousocualires en 2 rangées dans 96% des cas. Généralement 5 ou 6 loréales, 9 à 11 périoculaires, 9 ou 10 labiales supérieures, 11 à 13 labiales inférieures.

Vipera aspis montecristi Mertens, 1956.

1956 *Vipera aspis montecristi* Mertens. *Senckenberg. biol.* 37: 222. Terra typica: île de Montecristo, Italie.

Localisée à la petite île de Montecristo.

Forme de la tête et du corps comme *V. a. aspis*, coloration comme *V. a. hugyi*, avec des teintes souvent un peu plus vives. Ecailles dorsales en 21 ou (dans 38% des cas) 23 rangées. 139 à 150 (m = 145,21 ± 3,34) ventrales chez les mâles, 139 à 150 (m = 146,63 ± 3,30) chez les femelles. 38 à 45 (m = 41,17 ± 2,00) paires de souscaudales chez les mâles, 28 à 36 (m = 33,28 ± 2,01) chez les femelles. 2 ou (dans 59% des cas) 3 apicales. 2 canthales, la postérieures séparée ou non de la susoculaire. 28 à 46 (m = 36,05 ± 6,12) intercanthales + intersusoculaires. Frontale et pariétales habituellement divisées. Sousoculaires en 2 rangées. Généralement 5 ou 6 loréales, 10 ou 11 périoculaires, 9 à 11 labiales supérieures et 11 à 13 labiales inférieures.

La validité de cette sous-espèce a souvent été remise en question. Le statut des formes insulaires est toujours difficile à régler mais, dans ce cas précis, la proportion élevée des individus pourvus de 23 rangées d'écailles dorsales et de 3 apicales, jointe aux particularités de formes et de coloration, plaide en faveur d'un statut subspécifique.

Vipera aspis balkanica Buresch et Zonkov, 1934 (*Mitt. kgl. Naturw. Inst. Sofia* 7: 170), n'est connue que par deux exemplaires dont l'un provient du voisinage de

Harmanli (sud de la Bulgarie) et l'autre d'une localité indéterminée de ce pays. De nombreuses hypothèses ont été émises au sujet de ces animaux: confusion avec *V. berus bosniensis*, hybrides entre cette espèce et *V. ammodytes*, etc... Plus récemment, BURESCH & BESKOV (1965) passent en revue ces possibilités et concluent qu'il s'agit bien d'une forme particulière de *V. aspis*. Les dessins et photographies publiés plaident en faveur de cette interprétation mais, dans un groupe aussi difficile que les Vipères d'Europe, il est délicat d'émettre une opinion définitive d'après deux spécimens de Musée, dont l'un de provenance imprécise. De nouvelles recherches sur le terrain seraient très souhaitables, ainsi que la protection d'une éventuelle population résiduelle.

Vipera latastei Bosca, 1878

1878 *Vipera latasti* Bosca. *Bull. Soc. zool. Fr.* 3: 121. Terra typica restricta: Ciudad Real, Espagne.
1879 *Vipera latastei* Bosca. *An. Soc. esp. Hist. nat.* 6: 85.

Espèce de taille variable, habitant les zones rocheuses et non découvertes de la Péninsule Ibérique et de l'Afrique du Nord. Corps relativement lourd, tête nettement élargie en arrière, museau au moins très fortement retroussé. Teinte de fond des téguments grise; zig-zag dorsal de type rhomboïdal, souvent gris foncé bordé de noir, l'ensemble des dessins étant peu contrasté. Ventre gris, dessous de l'extrémité de la queue jaunâtre ou noir. Nasorostrales généralement entières. 3 à 7 apicales, le plus souvent 5. Frontale et pariétales normalement divisées. Première préoculaire n'atteignant pas la nasale. Sousoculaires en 2 rangées.

Vipera latastei latastei Bosca, 1878.

1953 *Vipera latastei latastei*, SAINT GIRONS. *Bull. Soc. zool. Fr.* 78: 24.

Répandue dans la moitié nord du Portugal, le centre et l'est de l'Espagne, au sud jusqu'à la Sierra Nevada inclusivement.

Atteint 72 cm. Ecailles dorsales en 21 rangées. 135 à 145 (m = 140,62 ± 3,31) ventrales chez les mâles, 136 à 147 (m = 141,56 ± 3,60) chez les femelles. 38 à 47 (m = 41,50 ± 2,35) paires de souscaudales chez les mâles, 31 à 39 (m = 34,65 ± 2,03) chez les femelles. 3 à 6, généralement 5 apicales (m = 4,71 ± 1,05). 2 canthales, en contact avec les susocualires dans 48% des cas. 25 à 51 (m = 36,93 ± 6,41) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entièrement divisée dans 55% des cas seulement. Pariétales entièrement divisées dans 86% des cas. Sousoculaires en 2 rangées. Généralement 6 ou 7 loréales, 9 à 11 périoculaires, 10 (moins souvent 9) labiales supérieures, 11 à 13 labiales inférieures.

Vipera latastei gaditana Saint Girons, 1977.

1977 *Vipera latastei gaditana* Saint Girons. *Revue suisse Zool.* 84: 599. Terra typica: Coto Doñana, Huelva, Espagne.

Sud-ouest de la Péninsule Ibérique, Maroc (Rif, Moyen Atlas) et Tell algérien d'Alger à Annaba. Très localisée et apparemment rare en Afrique du Nord.

Jusqu'à 60 cm au moins. Ecailles dorsales en 21 rangées, souvent 23 dans certaines populations d'Algérie. 124 à 138 (m = 130,64 ± 4,44) ventrales chez les mâles, 122 à 137 (m = 131,07 ± 1,13) chez les femelles. 35 à 47 (m = 40,90 ± 4,28) paires de souscaudales

chez les mâles, 29 à 39 (m = 33,82 ± 2,61) chez les femelles. De 3 à 7 apicales, plus souvent 5 (m = 5,25 ± 1,23). 2, exceptionnellement 3 canthales, en contact avec les susoculaires dans 90% des cas. 31 à 57 (m = 41,36 ± 6,47) intercanthales + intersusoculaires. Frontale entièrement divisée dans 92% des cas. Pariétales entièrement divisées. Sousoculaires en 2 rangées dans 93% des cas. Généralement 6 à 9 loréales, 9 à 11 périoculaires, 9 ou 10 labiales supérieures, 12 ou 13 labiales inférieures.

Alors que les populations du sud-ouest de la Péninsule Ibérique et du Maroc, forment un ensemble homogène, il n'en est pas de même pour celles d'Algérie. 5 spécimens d'Alger sont caractérisés par des écailles dorsales en 23 rangées dans 60% des cas, un nombre faible de ventrales (m = 123,6±0,87) et des rostronasales divisées dans 20% des cas. Au contraire, 3 spécimens d'Annaba (Bône) ont des écailles dorsales en 21 rangées, un nombre relativement élevé de ventrales (m = 135±2,00) et des rostronasales toujours divisées. La dispersion des populations algériennes, isolées dans des petits massifs montagneux, explique sans doute ces différenciations locales, analogues à celles que nous avons déjà signalées chez *V. ursinii ursinii* et *V. u. ebneri*.

Vipera latastei monticola Saint Girons, 1953.

1953 *Vipera latastei montana* Saint Girons (non *Vipera berus* var. *montana* Méhély, 1894). *Bull. Soc. zool. Fr.* 78: 24. Terra typica: Massif du Toubkal, Haut Atlas, Maroc.
1954 *Vipera latastei monticola* Saint Girons (nomen novum pro *Vipera latastei montana*). *Bull. Soc. zool. Fr.* 78: 475.

Connue seulement de quelques versants du Massif du Toubkal (Haut Atlas marocain). entre 2200 et 4000 m d'altitude, mais existe peut-être dans les massifs voisins.

Atteint 40 cm. Ecailles dorsales en 19 rangées. 129 à 137 (m = 133±2,63) ventrales chez les mâles, 128 à 138 (m = 133,67±3,43) chez les femelles. 36 à 43 (m = 38,91±2,07) paires de souscaudales chez les mâles, 31 à 35 (m = 32,55±1,37) chez les femelles. 5 ou, plus rarement, 4 apicales (m = 4,82±0,39). 2 canthales, en contact avec la susoculaire. 29 à 41 (m = 35,53±3,30) intercanthales + intersusoculaires. Frontale et pariétales entièrement divisées. Sousoculaires en 2 rangées dans 82% des cas. Généralement 5 à 7 loréales, 8 à 10 périoculaires, 9 (parfois 10) labiales supérieures, 10 à 12 labiales inférieures.

Par son isolement géographique et par de nombreux caractères morphologiques et écologiques, *V. latastei monticola* diffère nettement des deux autres sous-espèces et elle a peut-être atteint un stade de différenciation spécifique. Mais nous n'en avons pas la preuve et comme il s'agit, de toute façon, d'une forme étroitement apparentée à *V. latastei*, il semble préférable de lui conserver un statut sub-spécifique.

Vipera ammodytes (Linnaeus, 1758).

1758 *Coluber ammodytes* Linnaeus. *Sys. Nat.* Ed. 10, 1: 216. Terra typica: Zadar, Dalmatie, Yougoslavie.
1802 *Vipera ammodytes*, Sonnini & Latreille. *Hist. nat. Rept.* 3: 306.

Répandue dans les régions rocheuses non découvertes, du nord-est de l'Italie à la Transcaucasie et au Liban. Corps relativement lourd, queue courte, tête nettement élargie en arrière, museau surmonté d'une proéminence charnue au-dessus de la rostrale. Mâles plus grands que les femelles. Coloration variable. Femelles généralement beige plus ou moins foncé, parfois rougeâtre, avec des marques brunes; mâles générale-

ment gris, avec des marques noires. Marques dorsales souvent de type rhomboïdal, mais formant parfois un zig-zag large aux angles saillants. Tendance au type « *aspis* » à barres transversales chez *V. a. transcaucasiana.* Frontale et pariétales habituellement divisées. Canthales presque toujours séparées de la susoculaire par la première préoculaire qui n'est pas en contact avec la nasale. Sousoculaires normalement en 2 rangées.

Vipera ammodytes meridionalis Boulenger, 1903.

1903 *Vipera ammodytes meridionalis* Boulenger. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1903: 185. Terra typica: Athène, Grèce.
1919 *Vipera meridionalis connectens* Bolkay, *Glasn. zemal. jsk. Munz. Bosn. Hercegov., Sarajevo,* 31: 36. Terra typica: Levani, Albanie.

Sud de la Péninsule Balkanique, Turquie, nord-ouest de la Syrie, Liban.

Atteint 54 cm au moins. Extrémité de la queue jaunâtre. Ecailles dorsales en 21, exceptionnellement 23 rangées. 133 à 147 ($m = 141{,}43 \pm 4{,}37$) ventrales chez les mâles, 133 à 145 ($m = 138{,}22 \pm 3{,}16$) chez les femelles. 29 à 40 ($m = 34{,}10 \pm 2{,}55$) paires de souscaudales chez les mâles, 22 à 34 ($m = 28 \pm 3{,}13$) chez les femelles. Rostrale plus haute que large, atteignant normalement le niveau du canthus rostralis; rostronasales divisées en 2 écailles superposées. 8 à 19 « apicales » recouvrant la proéminence nasale ($m = 14{,}05 \pm 2{,}91$). Habituellement 3 canthales. 38 à 62 intercanthales + intersusoculaires ($m = 45{,}43 \pm 6{,}16$). Frontale divisée, rarement en écusson. Pariétales divisées. Sousoculaires en 2 rangées. Généralement 6 à 8 loréales, 11 ou 12 périoculaires, 9 ou 10 labiales supérieures et 11 à 13 labiales inférieures.

Vipera ammodytes ammodytes (Linnaeus, 1758).

1916 *Vipera ammodytes ammodytes*, Tzarevski. *Annu. Mus. zool. Acad. Sc. Petrograd* 20: 133.
1968 *Vipera ammodytes ruffoi* Bruno. *Memorie Mus. civ. Stor. nat. Verona* 15: 311. Terra typica: Monte Pozza, Haut Adige, Italie.
1974 *Vipera ammodytes gregorwallneri* Sochurek. *Herpet. Blätter, Wien* 1: 8. Terra typica: Friesach, Carinthie, Autriche.

Nord-est de l'Italie, sud de l'Autriche, Yougoslavie, sud-ouest de la Roumanie, nord-est de la Bulgarie.

Atteint 110 cm dans le nord, moins dans le sud. Extrémité de la queue rougeâtre. Ecailles dorsales en 21 ou (dans 28% des cas) 23 rangées. 146 à 163 ($m = 153{,}97 \pm 3{,}59$) ventrales chez les mâles, 144 à 163 ($m = 152{,}99 \pm 3{,}74$) chez les femelles. 32 à 44 ($m = 36{,}03 \pm 2{,}22$) paires de souscaudales chez les mâles, 24 à 35 ($m = 29{,}68 \pm 2{,}07$) chez les femelles. 7 à 15 « apicales » ($m = 11{,}11 \pm 2{,}39$). Rostrale plus large que haute, n'atteignant pas le niveau du canthus rostralis, sa partie supérieure étant segmentée en 1 à 3 petites écailles; rostronasales entières, atteignant le niveau du canthus. 2, non rarement 3 canthales. 41 à 67 ($m = 50{,}64 \pm 6{,}16$) intercanthales + intersusoculaires. Frontale divisée ou, parfois, en écusson. Pariétales le plus souvent divisées. Sousoculaires en 2 rangées dans 91% des cas. Généralement 5 ou 6 loréales, 11 ou 12 périoculaires, 9 labiales supérieures et 12 labiales inférieures.

Tout comme chez *V. aspis*, il existe souvent de notables différences de coloration et même de taille d'une population ou d'une région à l'autre. Il ne nous semble pas possible de reconnaître la validité de sous-espèces définies uniquement par ces critères, car leur nombre deviendrait vite excessif et elles n'auraient guère de signification. Ce qui ne veut pas dire que l'étude de ces différenciations locales soit dépourvue d'intérêt:

nous avons déjà cité l'influence de la teinte du substratum sur celle des Vipères, observée par E. Sochurek en Carinthie.

Vipera ammodytes montandoni Boulenger, 1904.

1904 *Vipera ammodytes montandoni* Boulenger. *Ann. Mag. nat. Hist.* 14: 134. Terra typica: Macin, Dobroudja, Roumanie.

Sud-est de la Roumanie (delta du Danube) et Bulgarie.

Atteint 90 cm. Extrémité de la queue jaune verdâtre. Ecailles dorsales en 21 rangées. 150 à 158 (m = 154,50 ± 2,00) ventrales chez les mâles, 147 à 160 (m = 154,57 ± 3,50) chez les femelles. 34 à 39 (m = 36,31 ± 1,46) paires de souscaudales chez les mâles, 29 à 35 (m = 31,05 ± 1,54) chez les femelles. Rostrale plus haute que large, atteignant le niveau du canthus. Rostronasales divisées en 2 écailles superposées. 7 à 16 « apicales » (m = 12,06 ± 2,36). Généralement 3 canthales. 37 à 49 (m = 43,96 ± 3,62) intercanthales + intersusoculaires. Frontale divisée, rarement en écusson. Pariétales le plus souvent entièrement divisées. Sousoculaires en 2 rangées dans 97% des cas. Généralement 6 ou 7 loréales, 10 ou 11 périoculaires, 9 labiales supérieures et 12 labiales inférieures.

Vipera ammodytes transcaucasiana Boulenger, 1913.

1913 *Vipera ammodytes transcaucasiana* Boulenger. *Ann. Mag. nat. Hist.* 11: 284. Terra typica: Borzhom, prov. Tiflis, Géorgie.

1916 *Vipera ammodytes transversovirgata* Tzarevski. *Annu. Mus. zool. Acad. Sc. Petrograd* 20: 134.

Nord-est de la Turquie, Transcaucasie, extrême nord-ouest de l'Iran.

Atteint 75 cm au moins. Zig-zag dorsal tendant vers le type « aspis » à barres transversales. Ecailles dorsales en 21 rangées. 150 à 160 (m = 154,60 ± 3,67) ventrales chez les mâles, 154 à 162 (m = 158,25 ± 4,36) chez les femelles. 36 à 39 (m = 37,20 ± 1,32) paires de souscaudales chez les mâles, 32 chez deux femelles. Rostrale et rostronasales comme celles de *V. a. montandoni*. 10 à 12 « apicales » (m = 11,25 ± 0,96). 2, parfois 3 canthales. 45 à 58 (m = 50 ± 5,94) intercanthales + intersusoculaires. Frontale et pariétales entièrement divisées. Sousoculaires en 2 rangées. Généralement 6 ou 7 loréales, 10 à 12 périoculaires, 9 ou 10 labiales supérieures, 10 ou 11 labiales inférieures.

En raison de la faiblesse de l'échantillon (5 mâles et 4 femelles), les données numériques doivent être interprétées avec prudence. Par exemple, la différence du nombre des ventrales entre les mâles et les femelles n'est pas significative; mais, par rapport à *V. a. montandoni*, sous-espèce la plus proche, la différence du nombre des ventrales des deux sexes confondus l'est avec une probabilité de 98%. Bien que son importance soit mal déterminée, la tendance de *V. a. transcaucasiana* à avoir un plus grand nombre de ventrales que les autres sous-espèces septentrionales est donc quasi-certaine.

Le nombre des plaques ventrales différencie nettement deux groupes chez *V. ammodytes*: d'une part trois formes septentrionales assez voisines, d'autre part une forme méridionale plus petite et plus largement répandue. Au contraire, l'écaillure du museau sépare *V. a. ammodytes* des trois autres sous-espèces. Il existe malheureusement fort peu de spécimens provenant des zones de contact entre les trois formes balkaniques, de l'Albanie à la Thrace et en Bulgarie occidentale. On peut néanmoins constater que dans ces zones intermédiaires et même au-delà, les caractères des rostrale et rostronasales d'une part, ceux des ventrales d'autre part, sont fréquemment discordants. Bolkay

(1919) avait déjà évoqué ces problèmes pour l'Albanie et, récemment, ANDREN & NILSON (1976) s'y sont trouvés confrontés en Thrace. En réalité, seule l'étude sur place de véritables populations dans les zones de contact permettrait de préciser le statut exact de *V. ammodytes* dans les Balkans.

Remarques générales sur le statut des Vipères européennes

Autant qu'on en puisse juger d'après l'ensemble des données disponibles, les 7 espèces de Vipères reconnues ici sont de « bonnes » espèces, sexuellement isolées les unes des autres, bien que leur détermination d'après les seuls critères morphologiques soit parfois difficile. Leur répartition parapatrique et la rareté des hybrides dans les zones de coexistence, entre autres, ne laissent à peu près aucun doute à ce sujet. La situation des différentes sous-espèces est beaucoup moins nette et uniforme. Trois d'entre elles, dont la répartition est résiduelle (*V. ursinii ursinii*, *V. u. ebneri* en montagne et *V. latastei gaditana* en Afrique du Nord), sont formées en partie ou en totalité par des petites populations totalement isolées et plus ou moins diversifiées. Des études ultérieures, faites sur un matériel plus abondant, montreront peut-être la nécessité de divisions supplémentaires, ou réhabiliteront des taxons que nous avons placés en synonymie. Parmi les sous-espèces conservées, *V. ammodytes montandoni* mérite à peine un statut particulier, tant elle est proche de *V. a. ammodytes*. *V. aspis zinnikeri* pose un problème différent, car si les populations des Pyrénées centrales sont bien différenciées, la zone d'intergradation est si étendue au nord que les variations prennent l'allure d'un cline continu. Inversement, certaines sous-espèces sont proches d'un stade de différenciation spécifique. Par exemple, n'était l'existence d'une large zone d'hybridation avec *V. ursinii rakosiensis* en Roumanie orientale, *V. u. renardi* aurait pu être considérée comme une espèce pourvue de deux sous-espèces (*renardi* et *ebneri*). *V. latastei monticola* est également une forme très différenciée et, ainsi que nous venons de le voir, le statut de *V. ammodytes meridionalis* demande à être précisé.

RÉSUMÉ

L'étude de la morphologie externe de 939 spécimens appartenant aux différents taxons du groupe des « petites » Vipères d'Eurasie tempérée et froide, apporte les résultats suivants:

1) Conformément au schéma classique chez les Viperidae, la forme du corps et de la tête, ainsi que la segmentation des plaques et écailles céphaliques, permettent de classer les différentes espèces en une série évolutive concordante. Le nombre des écailles apicales, lié à la forme du museau et au développement progressif d'une protubérance nasale, confirme ce classement, bien qu'il s'agisse là d'une tendance propre au groupe d'espèces considéré ici.

2) L'augmentation du nombre des plaques ventrales est liée à l'augmentation de la taille et, dans l'ensemble, celle-ci croît des espèces « primitives » aux espèces « évoluées ». Toutefois, dans certains cas, la tendance à l'augmentation de la taille peut s'inverser sous l'effet d'une forte pression de sélection. Cette diminution secondaire de la taille entraîne une diminution du nombre des rangées d'écailles dorsales, mais non du nombre des plaques ventrales.

3) Cette tendance à l'augmentation de la taille et du nombre des plaques ventrales se manifeste aussi bien à l'intérieur de chaque espèce qu'entre espèces différentes. Ces

dernières présentent donc, de ce point de vue, une évolution plus ou moins parallèle, ce qui n'est pas le cas pour la segmentation des écailles céphaliques ou pour le développement de la protubérance nasale.

4) Très généralement, les sous-espèces septentrionales sont plus grandes et ont un nombre plus élevé de plaques ventrales, la discontinuité étant brusque.

5) L'analyse de la coloration des Vipères et surtout du « pattern » des marques dorsales et latérales ne permet pas de dégager des tendances évolutives nettes et montre au contraire quelques cas d'évolution convergente.

Compte tenu de ces données morphologiques, un statut est proposé, qui classe les « petites » Vipères d'Eurasie tempérée et froide en 7 espèces et 20 sous-espèces. Sous le nom de *Vipera ursinii ebneri* Knoepffler et Sochurek, 1955, nous regroupons, au moins à titre provisoire, l'ensemble des populations méridionales, répandues du Caucase au Pamir et autrefois rattachées à *V. ursinii renardi.* Le cas de *V. aspis aspis* d'Italie et du sud de la Suisse, en cours de révision par E. Kramer, a été réservé.

BIBLIOGRAPHIE

ANDREN, C. and G. NILSON. 1976. Observations on the herpetofauna of Turkey in 1968-1973. *Br. J. Herpetol.* 5: 575-584.

BOLKAY, St. J. 1920. O razvojnom redu *Vipera Gedulyi* By. — *Vipera ammodytes* L. — *Vipera meridionalis* Blgr. *Glasn. zemal. jsk. Munz. Bosn. Hercegov., Sarajevo* 32: 1-12.

BOULENGER, G. A. 1913. The Snakes of Europe. *London, Methuen & Co.*, 269 p.

BRUNO, S. 1970. Anfibi e Rettili di Sicilia. *Atti Accad. gioenia Sci. nat. Catania* 2: 3-144.

— 1975. Note riassuntive sull'Erpetofauna dell'Isola di Montecristo (Arcipelago Toscano, Mare Tirreno). *Lav. Soc. ital. Biogeogr.* 5: 1-98.

— 1976. L'ornamentazione della *Vipera aspis* (L., 1758) in Italia. *Atti. Soc. ital. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano* 117: 165-194.

BURESCH, I. und V. BESKOV. 1965. Wird die Giftschlange *Vipera aspis* L. in Bulgarien angetroffen ? *Bull. Inst. Zool. Mus., Acad. Bulgare Sc.* 18: 5-30.

DUGUY, R. et H. SAINT GIRONS. 1969. Etude morphologique des populations de *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) dans l'ouest et le sud-ouest de la France. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 41: 1069-1090.

KLAUBER, L. M. 1941. Four papers on the applications of statistical methods to herpetological problems. *Bull. zool. Soc. San Diego* No. 17, 95 p.

— 1943. Tail-length differences in snakes with notes on sexual dimorphism and the coefficient of divergence. *Bull. zool. Soc. San Diego* No. 18, 5-60.

KRAMER, E. 1961. Variation, Sexualdimorphismus, Wachstum und Taxionomie von *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) und *Vipera kaznakovi* Nikolskij, 1909. *Revue suisse Zool.* 68: 627-725.

— 1970. Revalidierte und neue Rassen der europäischen Schlangenfauna. *Lav. Soc. ital. Biogeogr.* 1: 667-676.

MARX, H. and G. B. RABB. 1965. Relationship and zoogeography of the viperine snakes (Family Viperidae). *Fieldiana : Zool.* 44: 161-206.

— 1972. Phyletic analysis of fifty characters of advanced snakes. *Fieldiana : Zool.* 63: 1-321.

MEHELY, L. 1911. Systematisch-phylogenetische Studien an Viperiden. *Annls. hist.-nat. Mus. natn. hung.* 9: 186-243.

NAULLEAU, G. 1973. Contribution à l'étude d'une population mélanique de *Vipera aspis*, dans les Alpes suisses. *Bull. Soc. Sci. nat. ouest Fr.* 71: 15-20.

PHISALIX, M. 1968. La livrée des Vipères de France (d'après des notes manuscrites inédites). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 40: 661-676.

SAINT GIRONS, H. 1973. Nouvelles données sur la Vipère naine du Haut Atlas, *Vipera latastei monticola*. *Bull. Soc. nat. phys. Maroc* 53: 111-118.

VANCEA, St. si V. IONESCU. 1954. Contributiuni la studiul Viperei de stepa. *Revta. Univ. Al. I. Cuza Inst. politch. Iasi* 1: 241-248.

Adresse de l'auteur :

Université Pierre et Marie Curie
Laboratoire d'évolution des êtres organisés
105, Boulevard Raspail
F-75006 Paris
France

PLANCHE I

Ecaillure céphalique et début des marques vertébrales chez six espèces de Vipères.

a: *V. ursinnii ursinnii* (1 apicale, frontale et pariétales entières). — b: *V. berus berus* (2 apicales, frontale et pariétales entières). — c: *V. seoanei* (frontale entière, pariétales légèrement segmentées). — d: *V. aspis aspis* (frontale en écusson, pariétales segmentées mais non complètement divisées). — e: *V. latastei latastei* (frontale en petit écusson, pariétales fortement segmentées mais non complètement divisées). — f: *V. ammodytes ammodytes* (frontale en écusson, pariétales complètement divisées). Photographies A. Devez.

PLANCHE II

Vue d'ensemble de quelques espèces de Vipères.

a: *V. seoanei* femelle (en bas), *V. aspis zinnikeri* mâle (au centre) et *V. aspis aspis* mâle (au centre et à droite). Sauf en ce qui concerne la tête, les marques noires de ce spécimen de *V. aspis zinnikeri* rappellent de près celles qui existent fréquemment chez les mâles de *V. kaznakovi*. Photographie R. Duguy.

b: *V. ammodytes ammodytes*, mâle (en haut) et femelle (en bas).